

Biologická fakulta Jihočeské univerzity v Českých Budějovicích

Magisterská diplomová práce



Životní strategie a populační dynamika druhu *Pedicularis palustris* L.

Eva Tetíková

2006

Vedoucí práce: Prof. RNDr. Jan Lepš, CSc.

Tetíková E. 2006: Životní strategie a populační dynamika druhu *Pedicularis palustris* L. [The life history and population dynamics of *Pedicularis palustris* L.] 43 p., Faculty of Biological Sciences, University of South Bohemia, České Budějovice, Czech Republic.

Anotace:

The life cycle variation in hemiparasitic species *Pedicularis palustris* L. was investigated in two study sites in South Bohemia. The presence of two different life strategies (winter annuals and biennials) was confirmed in both study sites. Individuals of annual life strategy prevail. The basic morphological characteristics as height, width, number of flowers and branches were measured. On the basis of these morphological characteristics it is not possible to clearly distinguish individuals of the two life strategies.

The experiment, which tested success of seed germination of annuals and biennials showed the environmental background of the existence of two different life strategies. The seeds of biennials germinated better after a period of cold whereas seeds of annuals germinated better immediately after dispersal.

The growth of *Pedicularis palustris* was monitored in a pot experiment. The seedlings were grown in the combinations with and without a host plant (*Carex gracilis*) and at two nutrient levels. The type of treatment did not influence the morphological appearance of seedlings, but it influenced the survival of seedlings and mature plants.

Prohlašuji, že jsem tuto práci vypracovala samostatně, pouze s použitím citované literatury.

V Českých Budějovicích 6. ledna 2006

Eva Tetiková

Poděkování

Nejvíce bych chtěla poděkovat svému školiteli Šuspovi, za pomoc a podporu během práce a dále všem, kteří se podíleli na konečné úpravě textu. V neposlední řadě také mé rodině za trpělivost. DÍKY.

| | |
|---|-----------|
| 1. ÚVOD | 5 |
| 2. MATERIÁL A METODY | 8 |
| 2.1. Popis druhu | 8 |
| 2.2. Lokality | 9 |
| 2.2.1. Horusice..... | 9 |
| 2.2.2. Zadní Řitovíz..... | 10 |
| 2.3. Metodika | 11 |
| 2.3.1. Populační dynamika..... | 11 |
| 2.3.2. Pokusy s klíčením semen <i>Pedicularis palustris</i> | 12 |
| 2.3.3. Experiment: vliv hostitelské rostliny a hladiny živin na <i>P. palustris</i> | 12 |
| 2.3.4. Výsevy <i>Pedicularis palustris</i> v přirozeném prostředí..... | 13 |
| 2.4. Zpracování dat | 14 |
| 3. VÝSLEDKY | 15 |
| 3.1. Populační dynamika | 15 |
| 3.1.1. Populační dynamika na lokalitě Horusice..... | 15 |
| 3.1.2. Populační dynamika na lokalitě Řitovíz..... | 17 |
| 3.2. Srovnání morfologických znaků jedinců obou životních strategií | 18 |
| 3.2.1. Lokalita Horusice..... | 18 |
| 3.2.2. Lokalita Řitovíz..... | 21 |
| 3.3. Pokusné klíčení semen <i>Pedicularis palustris</i> | 23 |
| 3.4. Výsevy <i>Pedicularis palustris</i> v přirozeném prostředí | 24 |
| 3.5. Pěstování <i>Pedicularis palustris</i> v experimentálních podmínkách | 26 |
| 4. DISKUSE | 34 |
| 5. LITERATURA | 39 |
| 6. PŘÍLOHY | 42 |

1. ÚVOD

Pedicularis palustris L. je velmi zajímavým druhem naší květeny. Jedná se o mizející druh, takže jeho studium má praktické ochranné důsledky. Dále je zajímavý jeho životní způsob poloparazita, a dosud nejednoznačný názor na to, zda se jedná o jednoletku nebo dvouletku. Proto jsem tento druh studovala ve své bakalářské práci (Tetíková 2004), a nyní ve výzkumech pokračuji i v této magisterské práci.

První část diplomové práce (popsání a odlišení základních charakteristik jednoleté a dvouleté životní strategie *Pedicularis palustris*) vychází z jednoduchých modelů životních strategií rostlin, které se vyskytují v přírodě. Do této doby byly vymezeny 4 základní životní strategie: **jednoletá**, **dvouletá** (monokarpické rostliny, které dokončí svůj životní cyklus ve dvou letech), **monokarpické vytrvalé rostliny** (většinou 5 až 50 let potřebných k reprodukci) a **polykarpické vytrvalé rostliny**.

Jednotlivé výzkumy na výše zmíněných životních strategiích ukázaly případy, kdy "dvouletky" v přirozených podmínkách často potřebovaly tři, čtyři nebo pět let k vytvoření květů, zvláště v nepříznivých podmínkách (Holt 1972, Jensen 2004, Lacey 1986). Podobný případ nejednotné životní strategie byl popsán u druhu *Pedicularis palustris* (Ter Borg et al. 1980) původně považovaného za dvouletý, který dokázal ukončit životní cyklus za jeden rok. Současně s druhy u nichž byly sledovány odchylky v životním cyklu, byly zaznamenány druhy, které striktně dokončují svůj životní cyklus v rozmezí své strategie bez ohledu na růstové podmínky (Kelly 1985, Klemow & Raynal 1981).

Nejasná hranice mezi jednotlivými strategiemi vedla k vytvoření pojmů (Kelly 1985) "**striktní**" životní strategie (např. strict biennial) a "**fakultativní**" životní strategie (např. facultative biennial).

Jedním z důležitých procesů ovlivňující délku životního cyklu je dormance semen, která v mnoha případech určuje základní načasování začátku životního cyklu (Jensen 2004, Jurado & Flores 2005). Hlavní mechanismy odstranění primární a sekundární dormance jsou pro mnoho druhů společné - světlo, teplota, vlhkost aj. U mnoha druhů je však nutná souhra dvou i více faktorů ke spolehlivému ukončení období dormance a tím dochází k vymezení určité, pro druh specifické části roku, která je pro klíčení nejvhodnější. Nejčastějším obdobím pro klíčení semen je jaro a podzim. U jednotlivých rostlinných druhů může dojít vlivem podmínek prostředí (příhodných nebo nepříhodných) ke klíčení jak na jaře, tak na podzim, přičemž se jedinci dle času klíčení mohou lišit v úspěšnosti přežívání. Změnou času klíčení může dojít ke změně délky životního cyklu a tak striktně dvouleté druhy (např. *Gentianella*

amarella, *Linum catharticum*) mohou zkrátit životní cyklus na jednoletý (Kelly 1989, Verkaar & Schenkeveld 1984). Takže i když výše zmíněné druhy jsou striktně dvouleté mohou tvořit jednoleté formy v odlišném prostředí.

Krátký životní cyklus je jedním ze znaků, které dělají poloparazitické rostliny více citlivé k ohrožení a vymření. Vzácné druhy poloparazitických rostlin jsou blíže k vymření a to jak v porovnání s běžnými poloparazitickými druhy, tak s neparazitickými druhy stejné čeledi. Mnozí poloparaziti žijí krátkou dobu (jeden nebo dva roky), produkují méně semen, jejich semenná banka je krátkodobější, nerozmnožují se klonálně a v určité fázi růstu potřebují přítomnost hostitele (Bekker & Kwak 2005). Přes tyto nevýhody jsou poloparazitické rostliny považovány za jedny z mála druhů žijící krátkou dobu, které jsou schopné koexistovat ve společnosti vytrvalých rostlin. Kořenoví parazité parazitují na kořenovém systému vytrvalých rostlin v okolí a proto si nemusí budovat svůj kořenový systém (Strykstra et al. 2002).

Poloparazitismus je účinný mechanismus, který umožňuje snížení kompetiční schopnosti jiných druhů (i konkurenčně silnějších) a tím změnu složení celého společenstva. Tím je umožněno poměrně široké rozšíření jednoletých poloparazitů v systémech polopřirozených mokřých luk (Gibson & Watkinson 1992). Parazité snižují růstovou rychlost a životaschopnost hostitelů a vytvářejí otevřenou niku pro sebe, ale také pro ostatní méně kompetičně schopné druhy a tím mohou zvýšit diverzitu společenstev (Svensson & Carlsson 2005).

Míra závislosti poloparazita na hostitelské rostlině je u různých poloparazitických druhů odlišná. Ukázalo se, že některé druhy poloparazitů dokáží dokončit svůj životní cyklus bez přítomnosti hostitelské rostliny (Atsatt & Strong 1970, Govier & Harper 1965). V přirozených podmínkách, v dostatečně vlhké půdě, semenáče poloparazitických rostlin mohou žít volně až několik týdnů.

Záměrem této práce je proniknout do morfologie a ekologie druhu *Pedicularis palustris*.

Hlavní cíle práce:

- 1) Odlišení jedinců jednoleté a dvouleté životní strategie.
- 2) Popsání hlavních charakteristik jednoleté a dvouleté životní strategie.
- 3) Monitorování populační dynamiky jednoleté a dvouleté kohorty a porovnání jejich úspěšnosti.
- 4) Porovnání vlivu podmínek prostředí na klíčení semen *Pedicularis palustris*, získaných z rostlin jednoleté a dvouleté kohorty.
- 5) Experimentální vyzkoušení vlivu hostitelské rostliny a hladiny živin na *Pedicularis palustris*.

2. MATERIÁL A METODY

2.1. Popis druhu

Všivec bahenní (*Pedicularis palustris* L.) je hemikryptofytická jednoletá nebo dvouletá bylina, tvořící zimní růžice. Druh tvoří dva poddruhy spp. *palustris* a spp. *opsiantha*, na studované lokalitě byla nalezena pouze ssp. *palustris*. V Evropě je druh rozšířen, v nepravidelně kosených nebo mírně spásaných bažinách, vlhkých loukách, zabahněných dunových údolích a u pramenů řek, od severozápadního Španělska přes Alpy až po Srbsko, Bulharsko, Rumunsko až ke střední části Volhy, ke Kavkazu a dosahuje i do Severní Ameriky (Hegi 1975). Charakteristická místa výskytu v České republice jsou nevápněné půdy s celoročně nebo alespoň na počátku vegetační sezóny vysokou hladinou spodní vody např. okraje přechodových rašelinišť, bažinné břehy oligotrofních rybníků, rašelinné a slatinné louky. Vhodné biotopy v ČR jsou podmáčené louky svazů *Caricion lasiocarpae*, *Caricion fuscae*, *Molinion a Calthenion* (Dostál 1989, Moravec 1995).

Druh *Pedicularis palustris* býval tradičně řazen do čeledi *Scrophulariaceae*, do poloparazitické podčeledi *Rhinanthoidae*. Molekulární data dnes zařazení této podčeledi do čeledi *Scrophulariaceae* zpochybňují. Pravděpodobně se jedná o skupinu příbuznou zárazám, nejnovější výzkumy ji celou řadí přímo do čeledi *Orobanchaceae* (Wolfe et al. 2005). Druh je obligátní nespecifický kořenový poloparazit se širokým okruhem hostitelských rostlin (Marvier & Smith 1996). Kořenový poloparazit se chovají částečně jako autotrofní rostliny a částečně jako parazitické rostliny, tato zvláštní kombinace vlastností specificky ovlivňuje nejen vlastní populační dynamiku, ale i složení rostlinného společenstva na lokalitě (Atsatt & Strong 1970; Gibson & Watkinson 1991, Smith 2000). Na studované lokalitě Horusice byl druh haustoriálně spojen s několika okolními rostlinami: *Carex gracilis*, *Holcus lanatus* a *Lychnis flos-cuculi* (Petrů 1999), mezi další v literatuře uváděné hostitelské rostliny patří: *Carex ferruginea*, *Carex nigra*, *Myosotis laxa* ssp. *caespitosa*, *Phragmites communis*, *Phalaris arundinacea* (Weber 1976). V Evropě je studovaný druh opylován převážně čmeláky: *Bombus lucorum*, *B. terrestris*, *B. hortorum*, *B. lapidarius*, *B. muscorum*, *B. pascuorum* a *B. jonellus* (Karrenberg & Jensen 2000).

Rostlina má přímou, oblou lodyhu (20 – 80 cm) v dolní polovině větvenou se vzhůru odstátými větvemi, které nesou květy. V červenci dozrává v tobolkách průměrně 20 hnědočerných semen. V životním cyklu *Pedicularis palustris* byly popsány dvě odlišné kohorty: ozimá jednoletá kohorta a dvouletá kohorta (Ter Borg et al. 1980, Watkinson &

Gibson 1987). Semena ozimé jednoleté kohorty (*winter annuals*) klíčí okamžitě po disperzi na konci léta a kvetou hned příští rok na jaře; dvouletá kohorta (*biennials*) první zimu přezimuje v podobě semen a vyklíčí v následujícím roce brzy na jaře, na podzim vytvoří přezimující pupen a vykvete v létě dalšího roku. Bylo dokázáno, že část semen přežívá v půdní bance semen. Protože v terénu nelze odlišit, zda právě vyklíčený jedinec pochází z banky semen, nebo ne, považují všechny semenáče vyklíčené na jaře za příslušné k dvouleté strategii, všechny semenáče vyklíčené na podzim za ozimé jednoletky, v dalším textu zkráceně zvané jednoletky.

Pedicularis palustris dříve běžně se vyskytující druh na tradičně obhospodařovaných pastvinách (Hendrych & Hendrychová 1989) v současné době patří k nejvíce ustupujícím druhům mokřadních biotopů. Příčinou ústupu druhu je pravděpodobně změna vodního režimu na lokalitách a zvyšující se přísun živin z okolních biotopů nebo opuštění tradičního způsobu obhospodařování pastvin. V roce 2000 (Holub & Procházka) byl *Pedicularis palustris* zařazen do Červeného seznamu cévnatých rostlin České republiky jako druh „silně ohrožený“.

2.2. Lokality

Pro účely magisterské práce jsem vybrala dvě lokality s populací *Pedicularis palustris*. Kritériem výběru byla dostatečná velikost populace studovaného druhu a umístění v jižních Čechách. K lokalitě na břehu Horusického rybníka, kde jsem sledování začala v roce 2001, jsem přibrala lokalitu na břehu rybníka Zadní Řitovíz.

2.2.1. Horusice

Středně velká populace silně ohroženého druhu *Pedicularis palustris* byla studována na třeboňské lokalitě cca 0,5 km jižně od Horusic v ostřicových porostech na břehu Horusického rybníka a na přilehlé vlhké louce od roku 2001 (Tetíková 2004). Tato lokalita je součástí celku pobřežních blat Horusického rybníka, která pro své charakteristické litorální porosty, slatiniště, ostřicové, vrbové a olšové porosty získala status Přírodní rezervace s rozlohou 53,7 ha. Studována lokalita byla vymezená na východní straně břehem Horusického rybníka a na západní straně železničním náspem.

Lokalita je charakteristická nesouvislým, ostrůvkovitým rozmístěním populace *Pedicularis palustris*, která je patrně důsledkem postupného roztržštění původně souvislé populace konkurenčním vyloučením tohoto druhu okolními ostřicemi (*Carex gracilis*).

K ústupu druhu *Pedicularis palustris* může také napomáhat nedostatek nově narušených a obnažených ploch, které druh potřebuje k regeneraci (Petrů 1999).

Z rekonstrukčně geobotanického hlediska (Moravec 1995) se jedná o boreální reliktní rašeliništní společenstva, dlouhodobě se zde vyskytující, snad již z období staršího nebo počátku středního holocénu. Stejná vegetace se vyskytovala pravděpodobně i na značné části plochy dnes zatopené vodou Horusického rybníka (vybudován v 1. polovině 16. století). Vegetace přechodového rašeliniště byla obklopena pruhem olšin (*Alnion glutinosae*). Na okolních nepodmáčených stanovištích jsou rekonstrukčně mapovány acidofilní doubravy.

Celý areál leží na zcela plochém terénu se sklonem max. 2 – 3°, ^Vnadmořské výšce 415 m n. m.

2.2.2. Zadní Řitovíz

Rybník Přední a Zadní Řitovíz tvoří součást Blatenské rybníční soustavy. Hrází spojené rybníky Přední a Zadní Řitovíz leží cca 2,5 km východně od města Blatná při silnici č. 121 do obce Buzice. Původně jeden velký rybník (1598) byl v roce 1911 rozdělen na dva menší oddělené krátkou a úzkou hrází. Odtok vody jde do Lomnice. Na obou rybnících je zařízení pro chov domácích kachen vybudované v 60. letech. V současné době se od tohoto chovu opouští a zařízení jsou využívány ^anepravidelně.

Výměra obou rybníků je 19,55 ha, z čehož katastrální výměra Zadního Řitovízu je 5,86 ha a vodní plocha činí 4,82 ha.

Členitý rybník protáhlého tvaru (společně Přední a Zadní Řitovíz) je obrostlý vrbami a břízami a z několika stran zarostlý zbytky bažinaté vegetace.

Na lokalitě se vyskytuje průměrně velká populace druhu *Pedicularis palustris* (do 70 kvetoucích exemplářů). K ústupu druhu *Pedicularis palustris* napomáhá hospodářské využití rybníka pro chov ryb a kachen. Intenzivní hospodaření mění charakteristické podmínky lokality hlavně zvýšenou eutrofizací vlivem hnojení.

2.3. Metodika

2.3.1. Populační dynamika

Již v rámci bakalářské práce jsem zjistila výskyt dvou kohort: ozimé jednoletky a dvouletky na lokalitě v Horusicích. Za předpokladu stejného modelu populační dynamiky a strategie druhu i na lokalitě Zadní Řitovíz jsem monitorování obou kohort zahájila na jaře 2004.

Strukturu populace (přítomnost ozimé jednoleté a dvouleté kohorty) jsem zjistila monitorováním přítomnosti semenáčů v čase klíčení, který je odlišný a charakteristický pro každou kohortu. Pečlivým označením (označení praporkem s číslem rostliny) všech jedinců již na jaře, jsem dokázala odlišit jedince dvouleté kohorty, a následovně označením jedinců na podzim jedince jednoleté kohorty. U všech jedinců obou kohort označených praporkem jsem zmapovala základní morfologické charakteristiky *Pedicularis palustris* na obou lokalitách. Populace jsem sledovala v průběhu celého životního cyklu tzn. výsledná měření byla provedena na třech vývojových stádiích studovaného druhu: semenáčích, juvenilních a dospělých rostlinách. U obou životních strategií jsem měřila v čase tyto charakteristiky:

- **výšku rostliny**
- **šířku rostliny**
- **počet bočních větví**
- **celkový počet květů**
- **počet semen (ze vzorku).**

Vzorky pro zjištění počtu semen v tobolce obou kohort jsem odebrala ze 20 náhodně vybraných rostlin (generátor náhodných čísel) z jednoleté i dvouleté kohorty. U každé vybrané rostliny jsem vždy vybrala 3 tobolky. Abych postihla celou možnou variabilitu v počtu semen na tobolku byla jedna tobolka odebrána ze spodních bočních větví, jedna ze středu rostliny a jedna z vrcholového květenství. Celkem jsem tedy vyhodnocovala 120 tobolek od 40 rostlin.

Pro porovnání úspěšnosti jednoleté a dvouleté životní strategie jsem použila vzorec, který navrhl Kelly (1989). Tento vzorec vychází z toho, že výhody jednoleté a dvouleté životní strategie lze odhadnout pomocí průměrného počtu semen jednoleté S_a a dvouleté S_b

strategie a pomocí pravděpodobnosti přežívání dvouletek z prvního roku do druhého C_2 . Podle této metody jsou obě strategie stejně úspěšné, pokud $S_a = C_2 * S_b$. Protože se v mém případě jednalo o ozimé jednoletky, musela jsem i u nich uvažovat mortalitu během zimy. Proto jsem pro obě kohorty spočetla „úspěšnost“ $U = C * S$, a tyto hodnoty porovnávala.

2.3.2. Pokusy s klíčením semen *Pedicularis palustris*

Ze vzorků pro zjištění průměrného počtu semen na tobolku u jednotlivých kohort jsem měla dostatečný počet semen pro pokusy s klíčením semen. Pokusným klíčením jsem se snažila zjistit rozdíly v době klíčení semen obou životních strategií. Klíčení jsem prováděla za pokojové teploty ve dvou Petriho miskách s vlhkým filtračním papírem. V pokusných podmínkách jsem nechala naklíčit ihned po dozrání 150 semen z jednoletky a 150 semen z dvouletky a zjišťovala počet semen, která vyklíčila do 1 měsíce. Dalších 300 semen (150 z jednoletky a 150 z dvouletky) jsem nechala projít periodou chladu (5 týdnů v lednici, při teplotě 6 °C) a zopakovala pokus v Petriho miskách.

2.3.3. Experiment: vliv hostitelské rostliny a hladiny živin na *Pedicularis palustris*

V rámci mé bakalářské práce (Tetíková 2004) byl *Pedicularis palustris* experimentálně pěstován na pokusném pozemku v areálu univerzity „Na Sádkách“. Pro malou úspěšnost pěstování v sezoně 2001 – 2002 jsem pokus v magisterské práci ve stejném designu opakovala na pokusném pozemku „Hrdlořezy“ (oba pozemky mají přibližně stejné klima jako sledované lokality, a jejich umístění mi umožnilo denní péči o květináčové experimenty). Pokus testoval vliv dvou faktorů: přítomnost hostitelské rostliny (*Carex gracilis*) a vliv zvýšeného obsahu živin (hnojiva) na klíčení, přežívání semenáčů a růstové charakteristiky druhu.

Do připravených květináčů (průměr 15 cm) se směsí zeminy a písku v poměru 1:1 a vsazenou ostřicí (*Carex gracilis*; přivezenou z lokality Horusice) a přidaným NPK hnojivem (2g) jsem vysela 3 semena *Pedicularis palustris* z lokality Řitovíz. Semena jsem před vysetím nechala naklíčit v pokojové teplotě na Petriho misce. Uspořádání pokusu viz Obrázek 1. Po dobu trvání pokusu (srpen 2004 – červen 2005) jsem od vyklíčení semenáčků měřila **velikost semenáčů, šířku semenáčů, počet větví semenáčů** a následně v době květu i **počet květů**

dospělé rostliny. Pro zjištění vzájemného vztahu poloparazita a hostitelské rostliny jsem charakterizovala velikost hostitelské rostliny (*Carex gracilis*) měřením **počtu listů a délky nejdelšího listu ostřice**. Po skončení sezóny jsem ostřice ostříhala těsně nad zemí a zvažila.

| | | | | | | | | |
|----------|---|--|--|--|--|--|--|--|
| | květináč s <i>C. gracilis</i> | | | | | | | |
| F | květináč s <i>C. gracilis</i> + hnojivo | | | | | | | |
| F | květináč s hnojivem | | | | | | | |
| | kontrolní květináč | | | | | | | |

| | | | | | | | | | |
|----|----------|----------|----------|----------|----------|----------|----------|----------|----|
| | 1 | 2 | 3 | 4 | 1 | 2 | 3 | 4 | |
| 1 | | F | F | | | F | F | | 11 |
| 2 | F | | | F | F | | | F | 12 |
| 3 | | F | F | | | F | F | | 13 |
| 4 | F | | | F | F | | | F | 14 |
| 5 | | F | F | | | F | F | | 15 |
| 6 | F | | | F | | | | | |
| 7 | | F | F | | | | | | |
| 8 | F | | | F | | | | | |
| 9 | | F | F | | | | | | |
| 10 | F | | | F | | | | | |

Obrázek 1 Vzhled pokusu testujícího vliv dvou faktorů: přítomnost hostitelské rostliny (*Carex gracilis*) a vliv zvýšeného obsahu živin (hnojiva) na klíčení, přežívání semenáčů a růstové charakteristiky druhu.

2.3.4. Výsevy *Pedicularis palustris* v přirozeném prostředí

Pro získání představy o růstu *Pedicularis palustris* mimo přirozeně obývanou plochu lokality Horusice jsem založila 5 trvalých čtverců o velikosti 0,5 m x 0,5 m, rozdělený na 25 menších podčtverců mimo přímý areál výskytu druhu. Do těchto 5 čtverců jsem v srpnu 2004 vysela vždy 50 semen studovaného druhu z lokality Řitovíz a sledovala růst (výška, šířka rostlin, počet větví a květů) a přežívání.

2.4. Zpracování dat

Všechna data byla zpracována v programech STATISTICA for Windows verze 7, Microsoft Excel 2003, grafické výstupy byly vytvořeny v programu STATISTICA for Windows verze 7 a Microsoft Excel 2003.

Populační dynamika druhu na lokalitách byla vyhodnocována pomocí programu Microsoft Excel. Srovnání morfologických znaků jedinců obou životních strategií bylo hodnoceno v programu STATISTICA pomocí metod jednocestná ANOVA a MANOVA.

Hodnocení pokusu s klíčením semen *Pedicularis palustris* bylo uděláno metodou zobecněných lineárních modelů (binomiální distribuce, LOGIT Link function).

Vliv zásahu na přežívání jedinců *Pedicularis palustris* v květináčovém experimentu byl vyhodnocen analýzou přežívání (survival analysis) v programu STATISTICA for Windows verze 7, vliv jednotlivých zásahů na morfologii semenáčů a dospělých rostlin pomocí metod jednocestná a dvoucestná ANOVA, zvláště pro každé sledované datum. Hodnoceny byly jenom přežívající jedinci, proto nebylo možné užít analýzu pro opakovaná pozorování. Nebyla užita žádná Bonferroniho korekce, dosažené hladiny významnosti tedy odpovídají pravděpodobnosti chyby prvního druhu v každém dílčím testu.

3. VÝSLEDKY

3.1. Populační dynamika

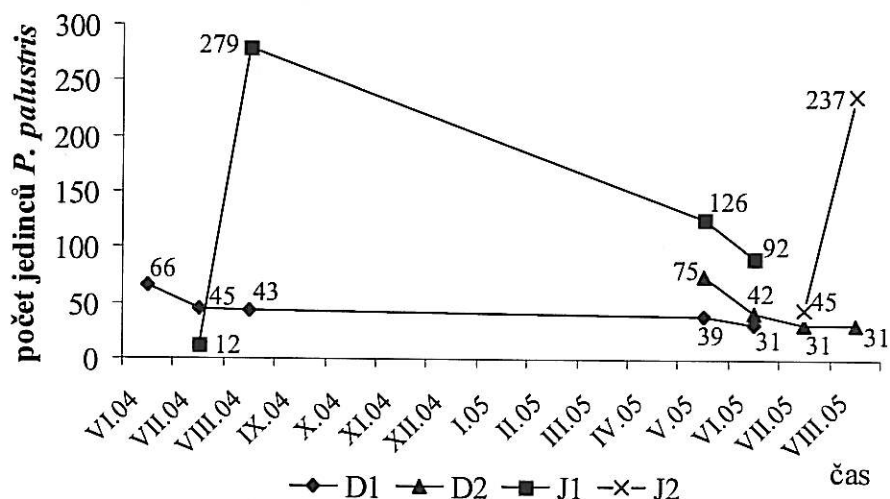
3.1.1. Populační dynamika na lokalitě Horusice

V rámci celé lokality Horusice, přibližně na ploše 1 ha, jsem označila praporkem s číslem všechny jedince *Pedicularis palustris*. Na jaře a létě 2004 jsem odlišila 66 jedinců (semenáčů) s dvouletou životní strategií a na podzim 2004 jsem označila 279 nových semenáčů – jednoletá životní strategie. V létě 2004 na lokalitě nebyl žádný kvetoucí jedinec.

Následující měřicí období (rok 2005) jsem zjistila úspěšnost přežití zimy u již označených jedinců - 126 jednoletky a 39 dvouletky a doznačila jsem 75 nových jedinců další generace dvouleté kohorty. V době kvetení jsem revizí přežívajících jedinců obou kohort zjistila 92 dospělých kvetoucích jedinců jednoleté kohorty a 31 dospělých kvetoucích jedinců dvouleté kohorty.

Do podzimu jsem dále sledovala změny v počtech jedinců u dalších (druhých) generací – 31 semenáčů s dvouletou životní strategií a 237 jedinců jednoleté životní strategie (Obrázek 2).

Z nasbíraných dat jsem dle vzorce $U = C * S$ vypočítala průměrný počet semen na rostlinu pro jednoletou a dvouletou kohortu („úspěšnost“; Tabulka 1). Úspěšnost dvouletek byla 465 semen na rostlinu, zatímco u jednoletek byla podstatně menší 264 semen na rostlinu, tzn. téměř o 44 % méně.



Obrázek 2 Populační dynamika *Pedicularis palustris* na lokalitě Horusice v letech 2004 - 2005. D1 - dvouletá kohorta první generace, D2 - dvouletá kohorta druhé generace, J1 - jednoletá kohorta první generace, J2 jednoletá kohorta druhé generace.

Tabulka 1 Výpočet „úspěšnosti“ pro dvouletky a pro jednoletky ze získaných dat na lokalitě Horusice.

| DVOULETKY | $U = C * S$ | Horusice |
|------------------------------|---|----------------|
| 22 | průměrný počet semen na tobolku u dvouletek | |
| 45 | průměrný počet květů na rostlinu u dvouletek | |
| 990 | počet semen na rostlinu u dvouletek ($S=22*45$) | |
| 0,47 | úspěšnost přežití dvouletek od semenáče ke kvetení (C) | |
| $U = 0,47 * 990 \rightarrow$ | | U = 465 |
| JEDNOLETKY | $U = C * S$ | |
| 16 | průměrný počet semen na tobolku u jednoletek | |
| 50 | průměrný počet květů na rostlinu u jednoletek | |
| 800 | počet semen na rostlinu u jednoletek ($S=16*50$) | |
| 0,33 | úspěšnost přežití jednoletek od semenáče ke kvetení (C) | |
| $U = 0,33 * 800 \rightarrow$ | | U = 264 |

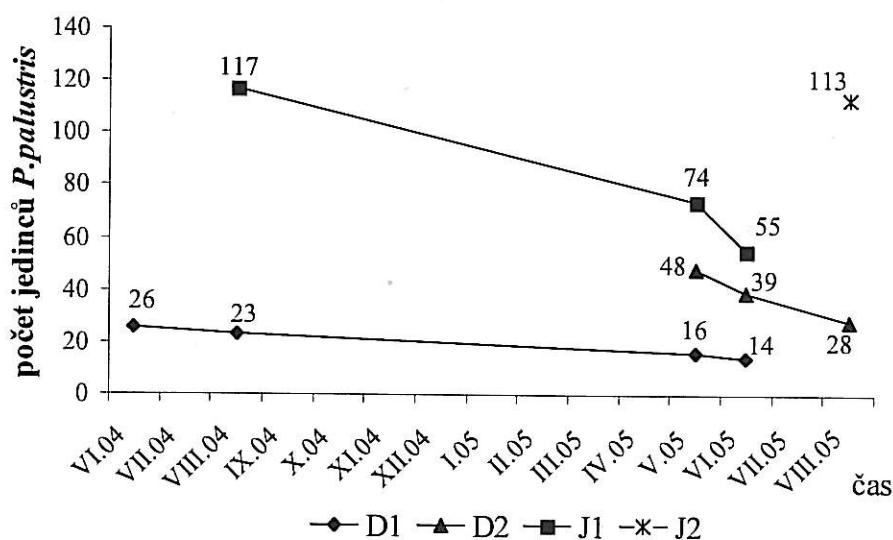
3.1.2. Populační dynamika na lokalitě Řitovíz

Druh *Pedicularis palustris* je na lokalitě Řitovíz rozprostřen v malých shlucích. Velikost plochy přímého výskytu jedinců sledovaného druhu je cca 0,75 ha. Na začátku sezóny 2004 jsem na lokalitě našla 26 jedinců (semenáčů) s dvouletou životní strategií a na podzim 2004 jsem označila 117 nových semenáčů – jednoletá životní strategie. Dospělé kvetoucí rostliny v létě 2004 nebyly započítány do výpočtů, protože nebylo možné zjistit zda jde o jednoletou nebo dvouletou kohortu druhým rokem.

Následující měřicí období (rok 2005) jsem zjistila úspěšnost přežití zimy u již označených jedinců - 74 jednoletky a 16 dvouletky a doznačila jsem 48 nových jedinců další generace dvouleté kohorty. V době kvetení jsem revizí přežívajících jedinců obou kohort zjistila 55 dospělých kvetoucích jedinců jednoleté kohorty a 14 dospělých kvetoucích jedinců dvouleté kohorty.

Do podzimu jsem dále sledovala počet jedinců další generace – 28 semenáčů s dvouletou životní strategií a 113 nových jedinců jednoleté životní strategie (Obrázek 3).

Z nasbíraných dat jsem dle vzorce $U = C * S$ vypočítala průměrný počet semen na rostlinu pro jednoletou a dvouletou kohortu („úspěšnost“; Tabulka 2). Úspěšnost dvouletek byla 582 semen na rostlinu, zatímco u jednoletek byla podstatně menší 338 semen na rostlinu, tzn. téměř o 42 % méně.



Obrázek 3 Populační dynamika *Pedicularis palustris* na lokalitě Řitovíz v letech 2004 - 2005. D1 - dvouletá kohorta první generace, D2 - dvouletá kohorta druhé generace, J1 - jednoletá kohorta první generace, J2 jednoletá kohorta druhé generace.

Tabulka 2 Výpočet „úspěšnosti“ pro dvouletky a pro jednoletky ze získaných dat na lokalitě Řitovíz.

| DVOULETKY | U = C * S | Řitovíz |
|--------------------------|---|----------------|
| 22 | průměrný počet semen na tobolku u dvouletek | |
| 49 | průměrný počet květů na rostlinu u dvouletek | |
| 1078 | počet semen na rostlinu u dvouletek (S=22*49) | |
| 0,54 | úspěšnost přežití dvouletek od semenáče ke kvetení (C) | |
| U = 0,54 * 1078 → | | U = 582 |
| JEDNOLETKY | U = C * S | |
| 16 | průměrný počet semen na tobolku u jednoletek | |
| 45 | průměrný počet květů na rostlinu u jednoletek | |
| 720 | počet semen na rostlinu u jednoletek (S=16*45) | |
| 0,47 | úspěšnost přežití jednoletek od semenáče ke kvetení (C) | |
| U = 0,47 * 720 → | | U = 338 |

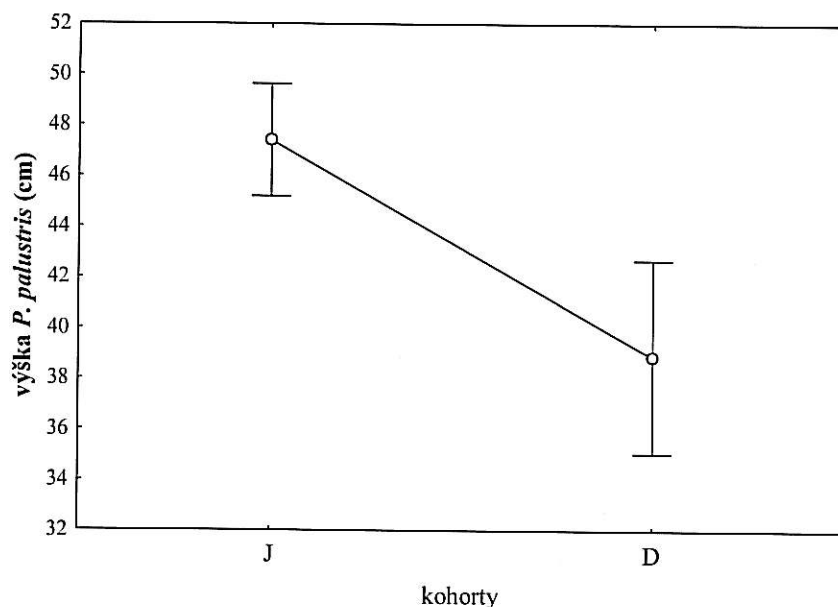
3.2. Srovnání morfologických znaků jedinců obou životních strategií

3.2.1. Lokalita Horusice

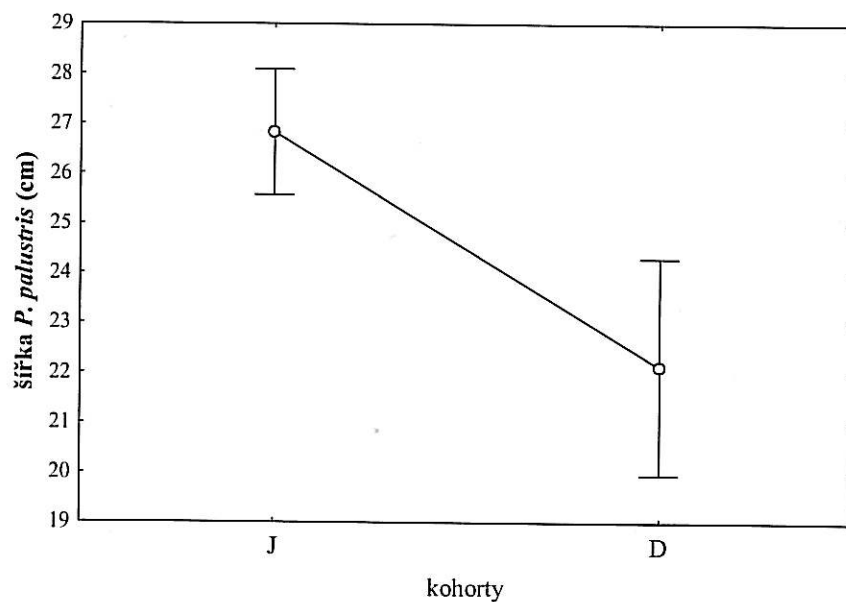
Vzájemným porovnáním všech zvolených morfologických znaků jednoleté a dvouleté kohorty v rámci lokality se ukázalo, že jsou statisticky odlišné (MANOVA, $p < 0,01$). Analyzování jednotlivých charakteristik jedinců obou životních strategií upřesnilo, ve kterých znacích se liší.

Kohorty charakterizované pouze výškou jsou významně odlišné, kdy statisticky vyšší jedince má jednoletá kohorta ($p < 0,01$; Obrázek 5). Podobně mají jedinci jednoleté kohorty větší šířku ($p < 0,01$; Obrázek 6). Na druhou stranu statisticky neprůkazně vyšlo porovnání průměrného počtu větví a počtu květů ($p = 0,554$ a $p = 0,09$; Obrázek 7 a 8).

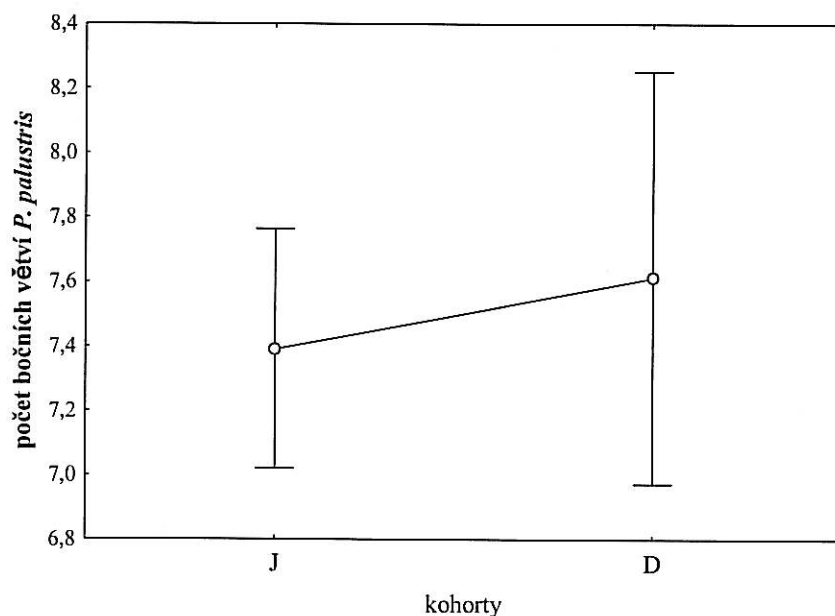
Průměrný počet semen na tobolku je vyšší u dvouletek (22) než u jednoletek (16), přičemž dle polohy na rostlině se počet semen v tobolce neliší u obou kohort ($F(2,-) = 2,454$; $p = 0,097$).



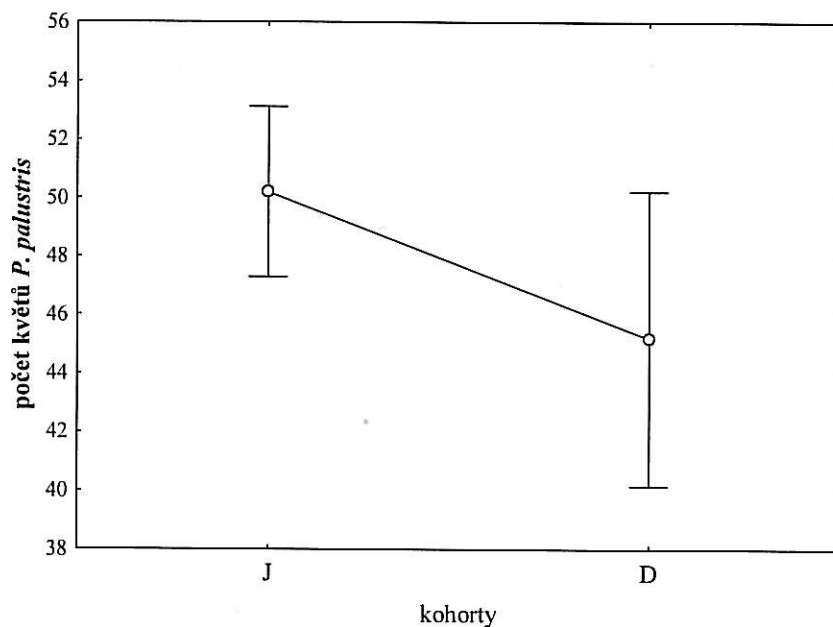
Obrázek 5 Porovnání výšky jedinců jednoleté a dvouleté kohorty na lokalitě Horusice. Jedinci jednoleté kohorty jsou statisticky vyšší než jedinci dvouleté kohorty $F(1,121)=14,661$; $p<0,01$. J... jednoletá kohorta, D... dvouletá kohorta. Úsečky značí 95% konfidenční interval.



Obrázek 6 Porovnání šířky jedinců jednoleté a dvouleté kohorty na lokalitě Horusice. Jedinci jednoleté kohorty jsou statisticky širší než jedinci dvouleté kohorty $F(1,121)=13,698$; $p<0,01$. J... jednoletá kohorta, D... dvouletá kohorta. Úsečky značí 95% konfidenční interval.



Obrázek 7 Porovnání počtu bočních větví jedinců jednoleté a dvouleté kohorty na lokalitě Horusice. Mezi kohortami není statisticky významný rozdíl v této charakteristice $F(1,121)=0,352$; $p=0,554$. J... jednoletá kohorta, D... dvouletá kohorta. Úsečky značí 95% konfidenční interval.

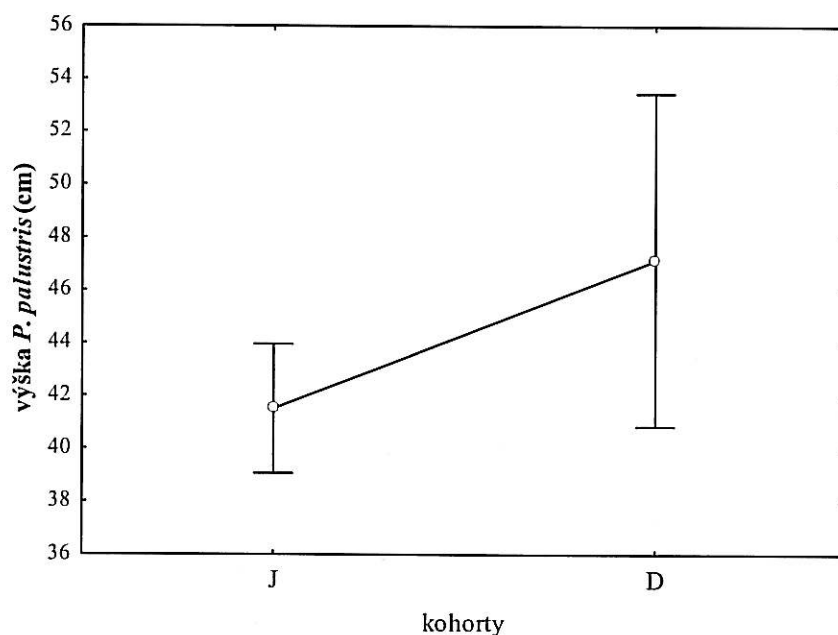


Obrázek 8 Porovnání počtu květů jedinců jednoleté a dvouleté kohorty na lokalitě Horusice. Mezi kohortami není statisticky významný rozdíl v této charakteristice $F(1,121)=0,913$; $p=0,09$. J... jednoletá kohorta, D... dvouletá kohorta. Úsečky značí 95% konfidenční interval.

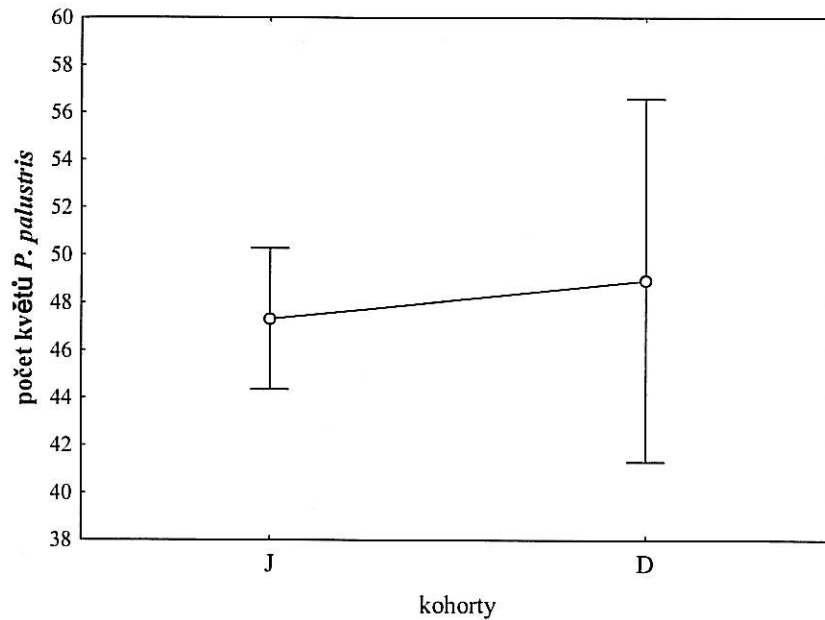
3.2.2. Lokalita Řitovíz

Srovnáním všech měřených morfologických charakteristik (výška rostliny, šířka rostliny, počet bočních větví a počet květů) jednoleté a dvouleté strategie druhu *Pedicularis palustris* se ukázalo, že jsou statisticky odlišné (MANOVA, $p < 0,01$). Podrobné zkoumání jednotlivých charakteristik upřesnilo, ve kterých měřených znacích.

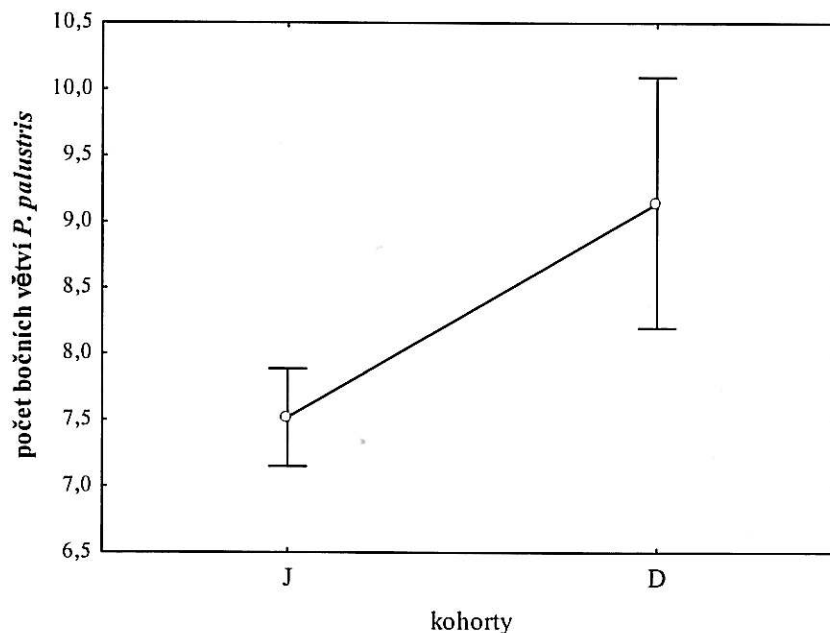
Kohorty se statisticky neliší výškou ($p = 0,1$; Obrázek 9) ani počtem květů ($p = 0,696$; Obrázek 10). Na druhou stranu mají dvouletky průkazně větší počet větví a šířku ($p = 0,002$ a $p = 0,016$; Obrázek 11 a 12).



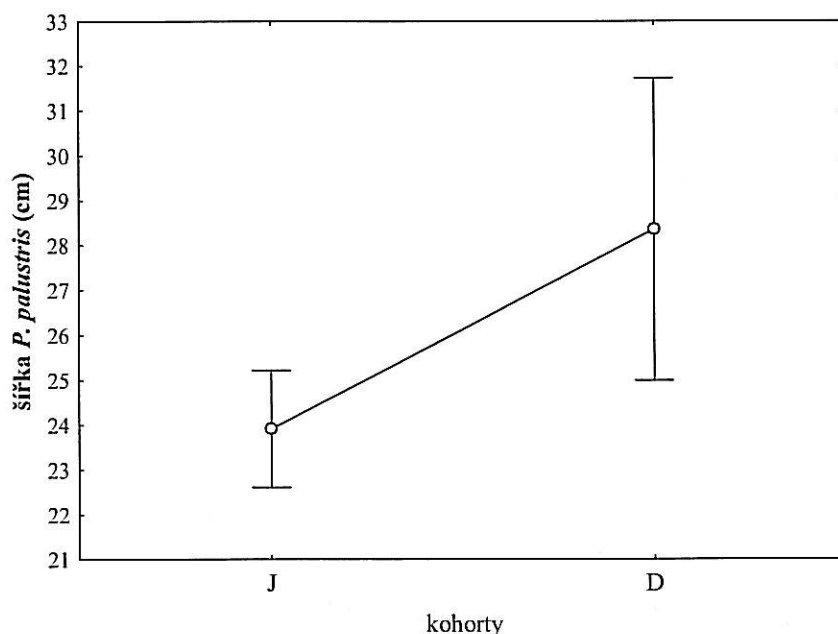
Obrázek 9 Porovnání výšky jedinců jednoleté a dvouleté kohorty na lokalitě Řitovíz. Mezi kohortami není statisticky významný rozdíl v této charakteristice $F(1,105)=2,738$; $p=0,1$. J... jednoletá kohorta, D... dvouletá kohorta. Úsečky značí 95% konfidenční interval.



Obrázek 10 Porovnání počtu květů jedinců jednoleté a dvouleté kohorty na lokalitě Řitovíz. Mezi kohortami není statisticky významný rozdíl v této charakteristice $F(1,105)=0,153$; $p=0,696$. J... jednoletá kohorta, D... dvouletá kohorta. Úsečky značí 95% konfidenční interval.



Obrázek 11 Porovnání počtu bočních větví jedinců jednoleté a dvouleté kohorty na lokalitě Řitovíz. Jedinci dvouleté kohorty mají statisticky vyšší počet bočních větví než jedinci jednoleté kohorty $F(1,105)=10,034$; $p=0,002$. J... jednoletá kohorta, D... dvouletá kohorta. Úsečky značí 95% konfidenční interval.



Obrázek 12 Porovnání šířky jedinců jednoleté a dvouleté kohorty na lokalitě Řitovíz. Jedinci dvouleté kohorty jsou statisticky širší než jedinci jednoleté kohorty $F(1,105)=5,957$; $p=0,016$. J... jednoletá kohorta, D... dvouletá kohorta. Úsečky značí 95% konfidenční interval.

3.3. Pokusné klíčení semen *Pedicularis palustris*

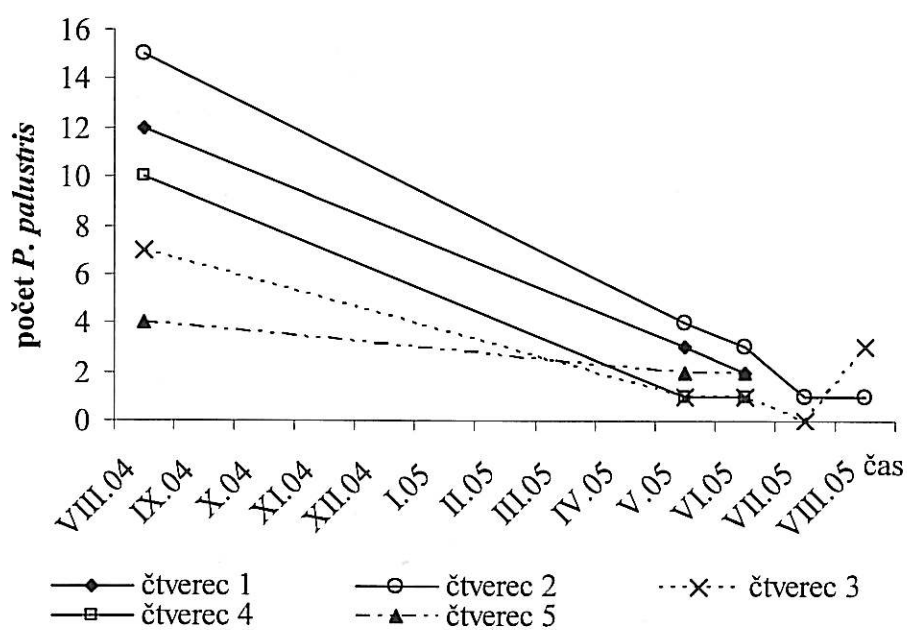
Z celkového počtu 300 pokusných semen (150 z jednoletých rostlin a 150 z dvouletých rostlin) vyklíčilo v podmínkách bez projití periodou chladu 104 semen jednoletek a 47 semen dvouletek. Semena, která prošla chladovou periodou, vykazovala vzhledem k životní strategii opačný trend – vyklíčilo 59 jednoletek a 86 dvouletek (Tabulka 3). Vliv periody chladu na úspěšnost klíčení semen jednoleté a dvouleté životní strategie je podle toho rozdílný; semena jednoleté kohorty klíčí lépe bez projití chladem, semenům dvouleté kohorty prospívá perioda chladu (interakce zásahu a kohorty v zobecněných lineárních modelech $\chi^2(1)=46,156$, $p<0,01$; Obrázek 13).

Tabulka 3 Počet vyklíčených semen *Pedicularis palustris* ze 150 semen, dle typu zásahu.

| kohorta | počet vyklíčených semen | |
|-------------------|-------------------------|-------------------|
| | bez zásahu | po periodě chladu |
| jednoletá kohorta | 104 | 59 |
| dvouletá kohorta | 47 | 86 |

Tabulka 4 Přežívání jedinců *Pedicularis palustris* ve vytyčených čtvercích 0,5m * 0,5m na lokalitě Horusice. Kvetoucí jedince jsem zaznamenala 18.6.2005. Od července 2005 se jedná o semenáče nové generace.

| | počet <i>Pedicularis palustris</i> | | | | |
|-----------|------------------------------------|----------|-----------|-----------|-----------|
| | 26.8.2004 | 7.5.2005 | 18.6.2005 | 16.7.2005 | 28.8.2005 |
| čtverec 1 | 12 | 3 | 2 | 0 | 0 |
| čtverec 2 | 15 | 4 | 3 | 1 | 1 |
| čtverec 3 | 7 | 1 | 1 | 0 | 3 |
| čtverec 4 | 10 | 1 | 1 | 0 | 0 |
| čtverec 5 | 4 | 2 | 2 | 0 | 0 |

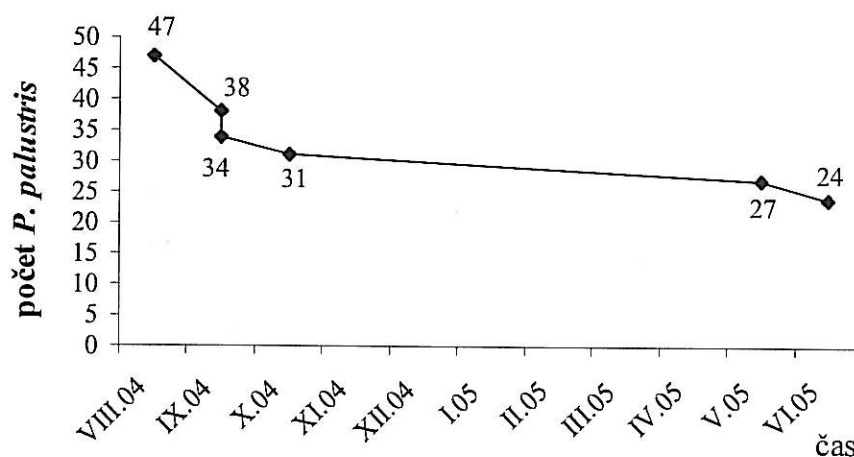


Obrázek 14 Přežívání jedinců *Pedicularis palustris* ve vytyčených čtvercích 0,5m * 0,5m na lokalitě Horusice.

3.5. Pěstování *Pedicularis palustris* v experimentálních podmínkách

V pokusných květináčích na lokalitě Hrdlořezy se uchytlo 47 semenáčů ze 180 vysetých naklíčených semen (podzim 2004). Zimu přežilo 27 jedinců z nichž následně 24 vykvetlo (Obrázek 15). Přežívání se výrazně lišilo podle typu zásahu (analýza přežívání, $\chi^2=38,71$; $p<0,01$; Obrázek 16) – nejlépe přežívaly rostliny s hostitelem a bez hnojení, nejhůře bez hnojení a bez ostřice. Zdá se, že za přítomnosti hostitele přídavek živin spíše škodil, zatímco bez přítomnosti hostitele částečně umožnil přežití. Vykvetly pouze rostliny s hostitelem.

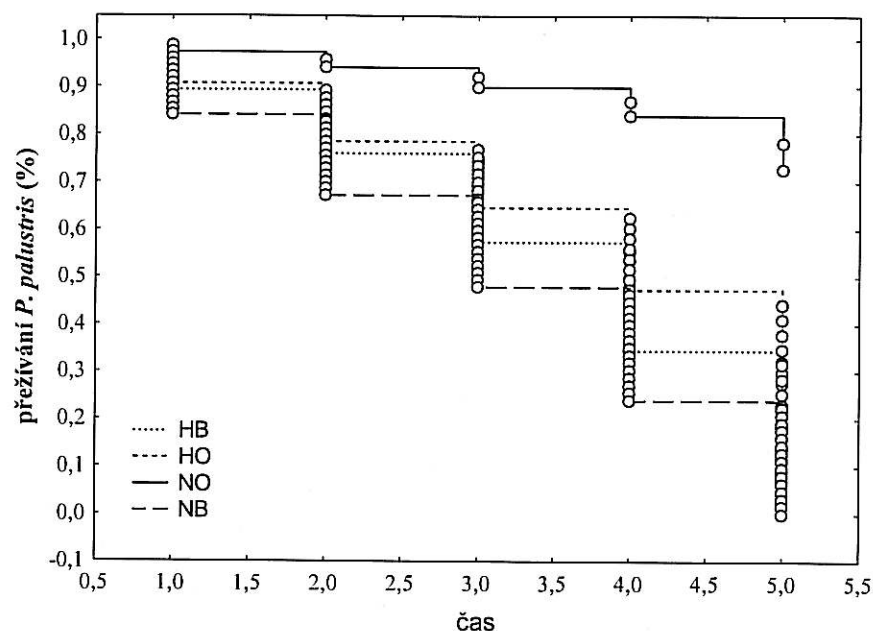
V zásahu s hnojením byla ostřice vyšší a tvořila více listů (Tabulka 5). Váha ostříhané a suché ostřice byla v zásahu bez hnojení 2,02 g a v zásahu s hnojením 2,529 g.



Obrázek 15 Úspěšnost přežívání jedinců *Pedicularis palustris* na pokusné lokalitě Hrdlořezy (dohromady přes všechny kombinace zásahů).

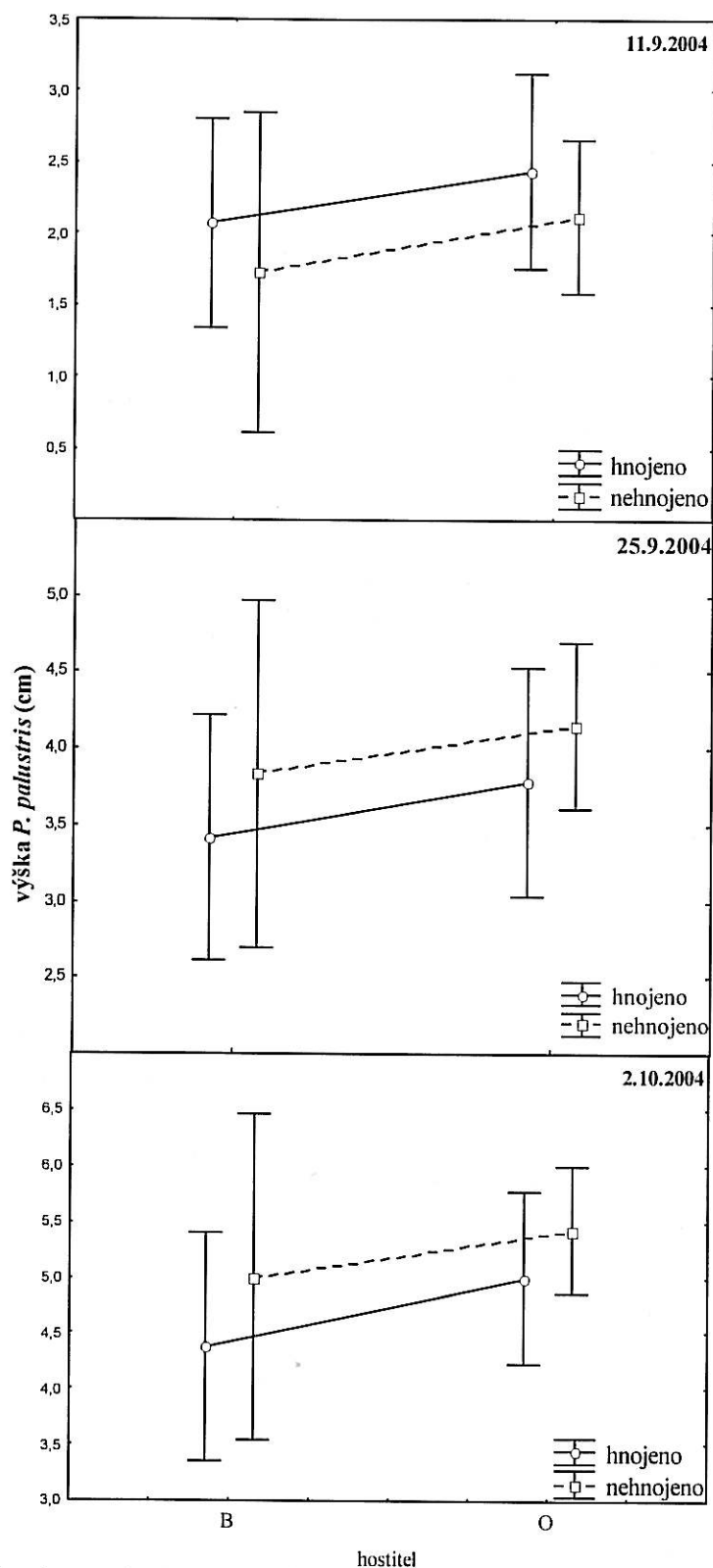
Tabulka 5 Průměrná výška a počet listů ostřice během pokusu, podle typu zásahu.

| zásah/ datum | ostřice | | ostřice + hnojeno | |
|-----------------|------------|-------|-------------------|-------|
| | výška (cm) | listy | výška (cm) | listy |
| 8.8.2004 | 16 | 6 | 16 | 7 |
| 25.8.2004 | 18 | 7 | 20 | 8 |
| 11.9.2004 | 24 | 13 | 21 | 15 |
| 25.9.2004 | 33 | 20 | 38 | 19 |
| 2.10.2004 | 37 | 21 | 39 | 19 |
| 27.5.2005 | 37 | 24 | 45 | 25 |
| 12.6.2005 | 39 | 24 | 47 | 27 |

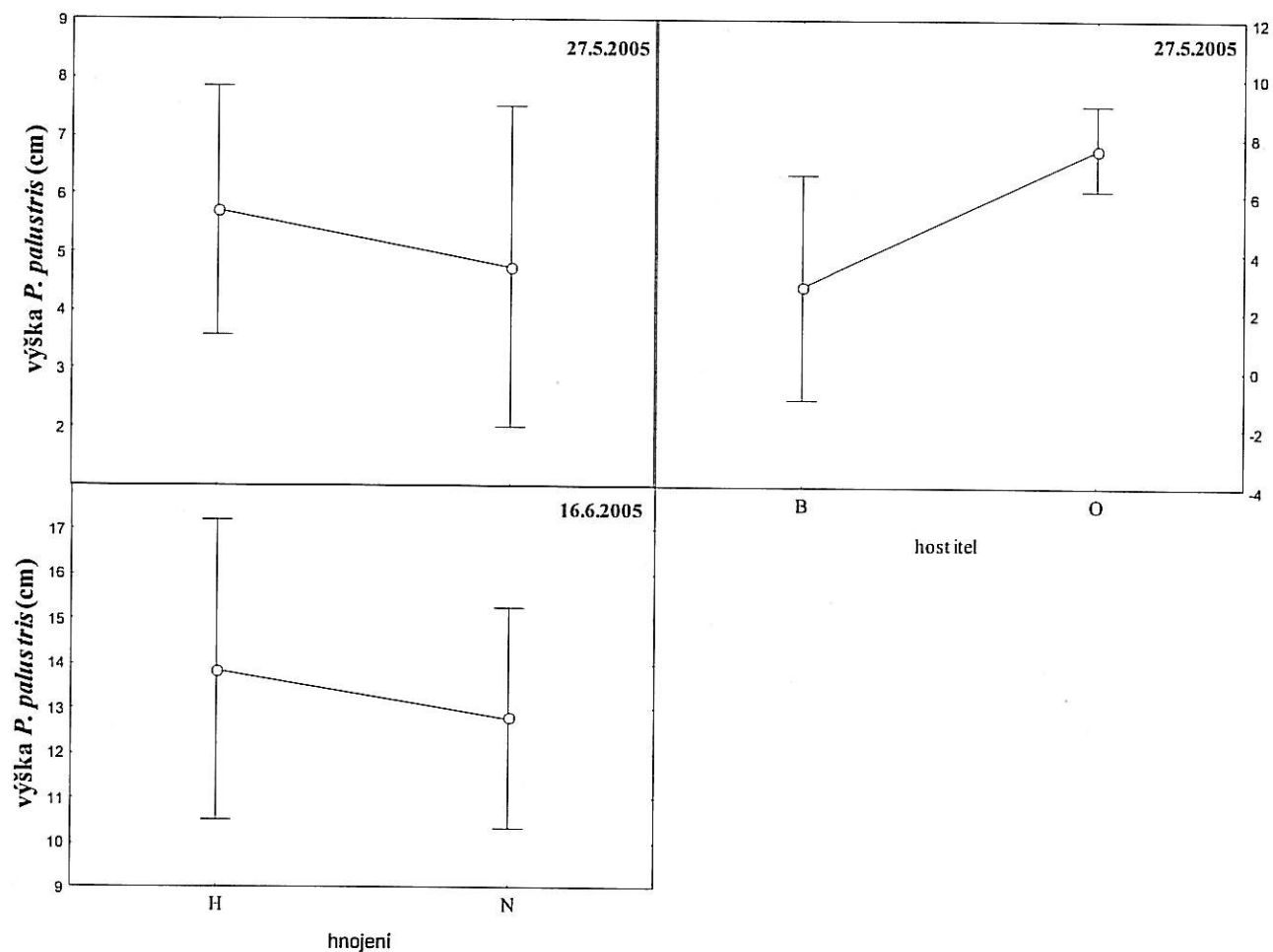


Obrázek 16 Vliv zásahu na přežívání jedinců *Pedicularis palustris* na pokusné lokalitě Hrdlořezy. Největší vliv na přežívání měl zásah HO a nejmenší zásah NB $\chi^2=38,71$ (test Kaplan-Meier). HB... hnojeno bez hostitele, HO... hnojeno s hostitelem, NO... nehnojeno s hostitelem, NB... nehnojeno bez hostitele. Jednotlivá data 1 – 11.9.2004, 2 – 25.9.2004, 3 – 2.10.2004, 4 – 27.5.2005, 5 – 16.6.2005.

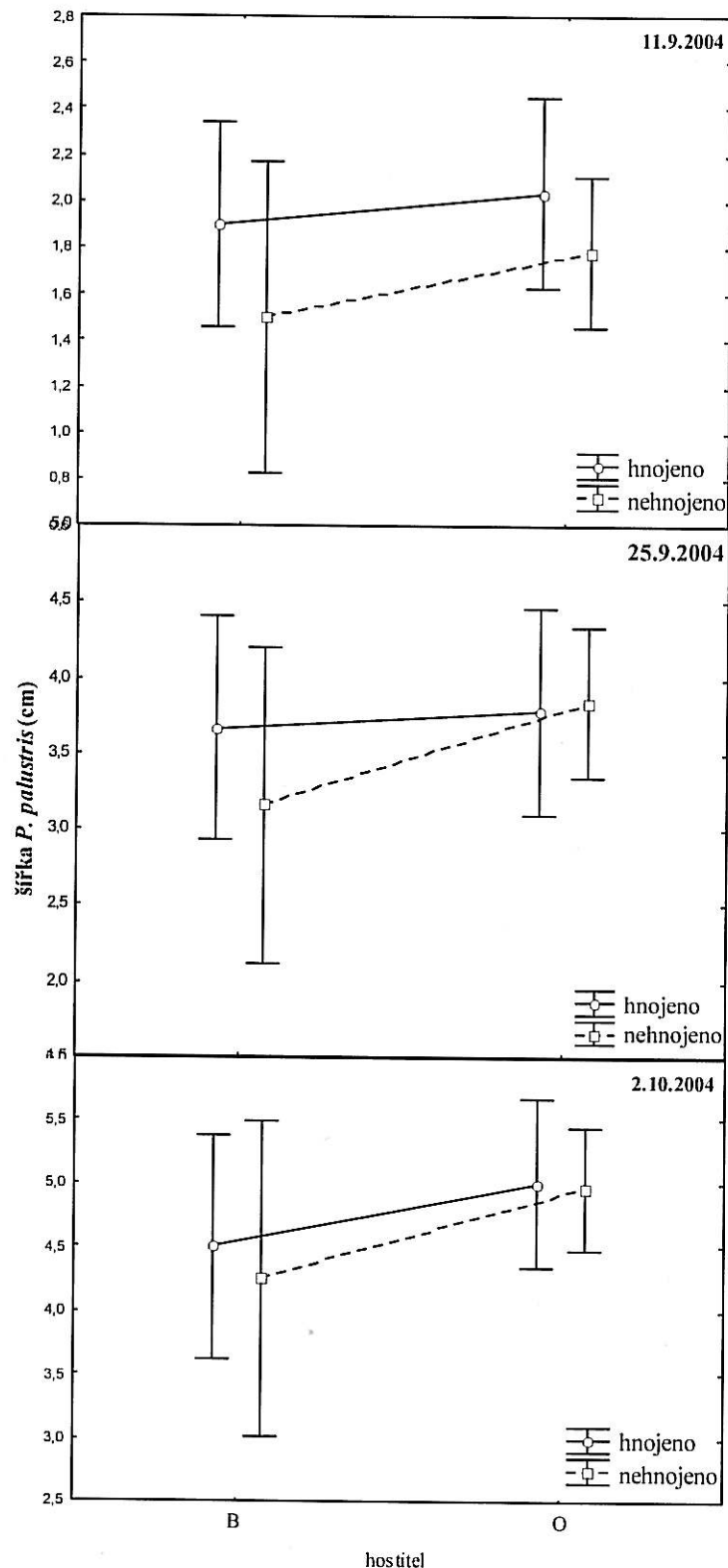
Při pokusném pěstování druhu *Pedicularis palustris* nebyl zjištěn průkazný vliv hostitelské rostliny (*Carex gracilis*) na měřené morfologické charakteristiky rostlin (výška a šířka rostliny, počet bočních větví, měřeny byly vždy jen přeživší rostliny), kromě vlivu na výšku rostliny 27.5.2005 ($F(1,20)=5,337$; $p=0,032$; tento vliv by nebyl průkazný při užití Bonferroniho korekce, Obrázek 18). Hnojení nemělo vliv na výšku, šířku a počet bočních větví studovaného druhu po celou dobu pokusu. Porovnání charakteristik přežívajících rostlin v jednotlivých datech podávají Obrázky 17, 18, 19, 20, 21 a 22.



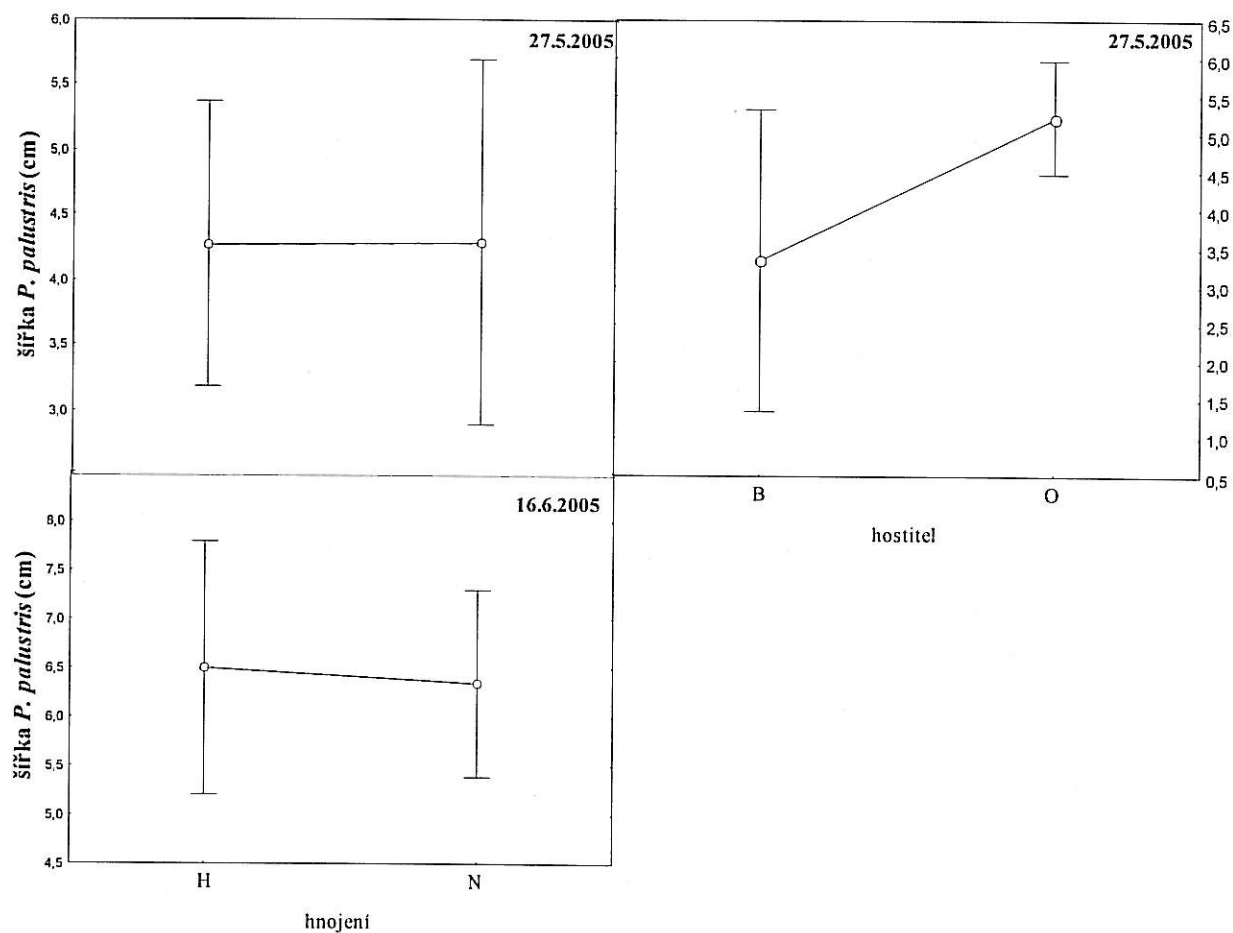
Obrázek 17 Vliv hnojení a hostitelské rostliny na výšku *P. palustris*. Hnojení nemá vliv na výšku rostliny $F(1,27)=0,791$, $p=0,404$; $F(1,25)=0,93$, $p=0,344$; $F(1,22)=1,153$, $p=0,295$, přítomnost ostřice také nemá vliv $F(1,27)=0,923$, $p=0,345$; $F(1,25)=0,718$, $p=0,405$; $F(1,22)=1,153$, $p=0,295$. Vliv interakce (hnojení a hostitel) vychází neprůkazně $F(1,27)=0,00042$, $p=0,984$; $F(1,25)=0,004$, $p=0,953$; $F(1,22)=0,043$, $p=0,838$ (vše řazeno dle data). B... bez hostitele, O... s hostitelem.



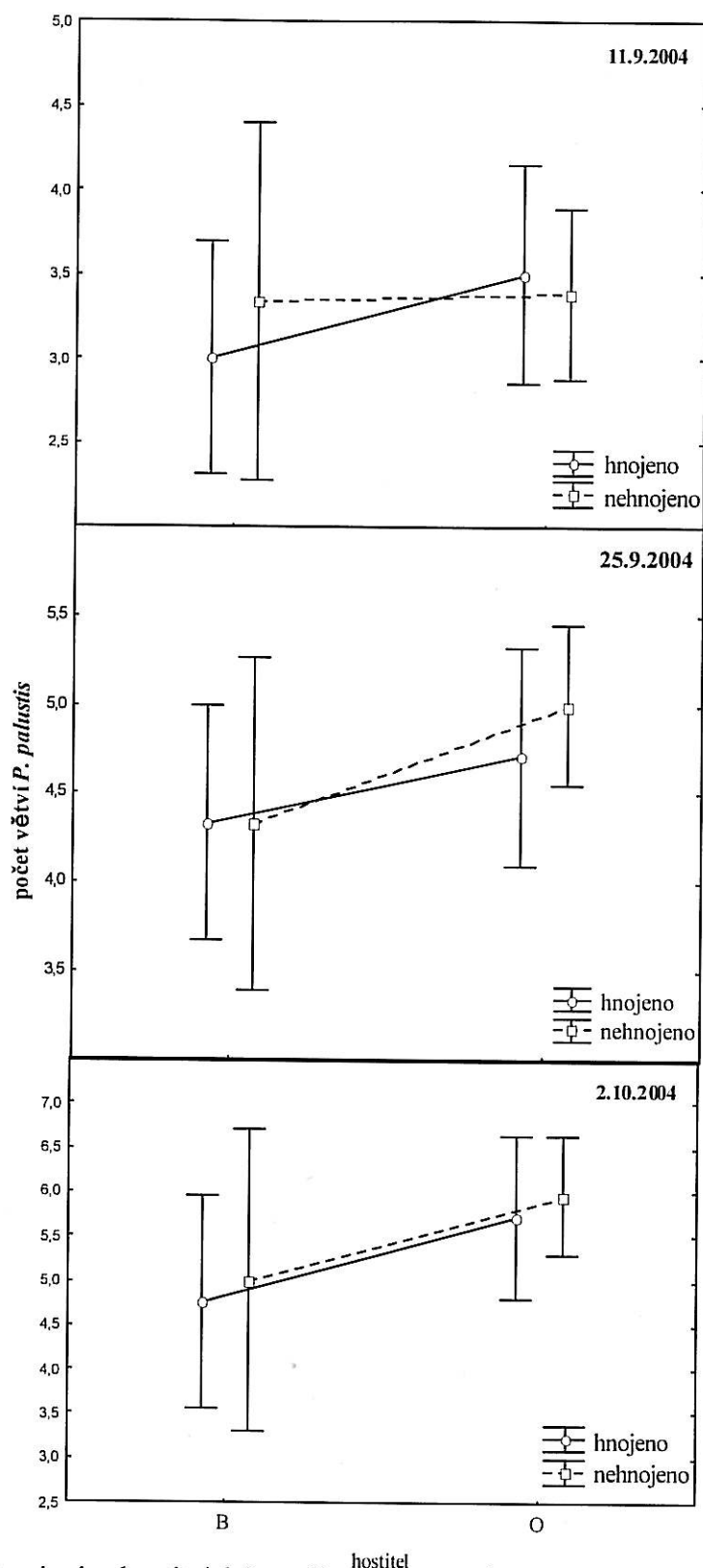
Obrázek 18 Vliv hnojení a hostitelské rostliny na výšku *P. palustris*. Hnojení nemá vliv na výšku rostliny: $F(1,20)=0,463$, $p=0,504$; $F(1,18)=0,291$, $p=0,596$ (řazeno dle data) přítomnost ostřice má vliv na výšku rostliny $F(1,20)=5,337$, $p=0,032$. B... bez hostitele, O... s hostitelem, H... hnojeno, N... nehnojeno.



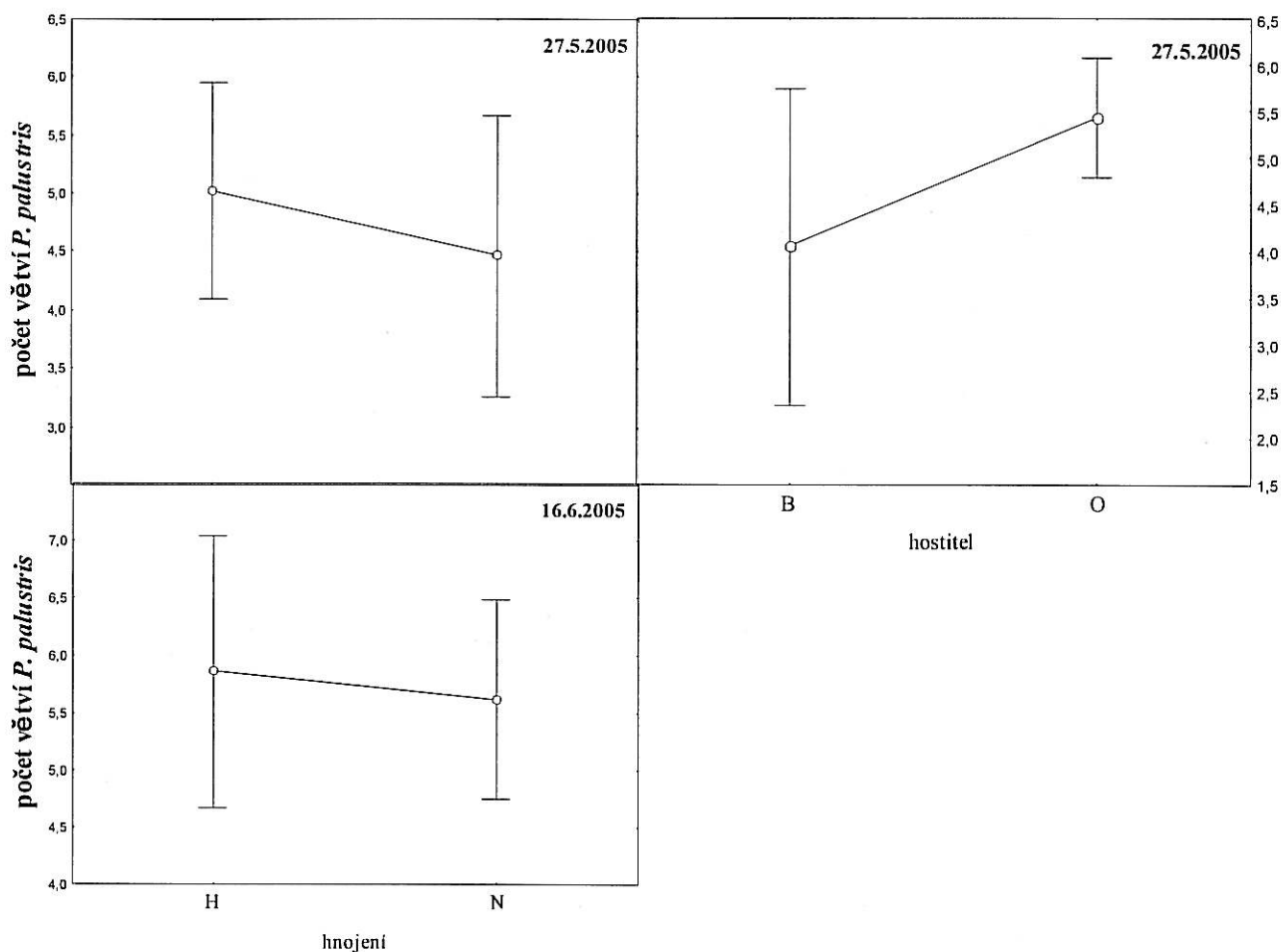
Obrázek 19 Vliv hnojení a hostitelské rostliny na šířku *P. palustris*. Hnojení nemá vliv na šířku rostliny $F(1,27)=1,943, p=0,175$; $F(1,25)=0,351, p=0,559$; $F(1,22)=0,119, p=0,733$, přítomnost ostrice také nemá vliv $F(1,27)=0,812, p=0,375$; $F(1,25)=1,159, p=0,292$; $F(1,22)=2,1, p=0,161$. Vliv interakce (hnojení a hostitel) vychází neprůkazně $F(1,27)=0,099, p=0,756$; $F(1,25)=0,571, p=0,457$; $F(1,22)=0,064, p=0,803$ (řazeno dle data). B... bez hostitele, O... s hostitelem.



Obrázek 20 Vliv hnojení a hostitelské rostliny na šířku *P. palustris*. Hnojení nemá vliv na šířku rostliny $F(1,20)=0,001$, $p=0,982$; $F(1,18)=0,041$, $p=0,842$ (řazeno dle data), přítomnost ostřice také nemá vliv na výšku rostliny $F(1,20)=3,202$, $p=0,089$. B... bez hostitele, O... s hostitelem, H... hnojeno, N... nehnojeno.



Obrázek 21 Vliv hnojení a hostitelské rostliny na počet bočních větví *P. palustris*. Hnojení nemá vliv na počet bočních větví rostliny $F(1,27)=0,087$, $p=0,770$; $F(1,25)=0,184$, $p=0,672$; $F(1,22)=0,191$, $p=0,667$, přítomnost ostřice také nemá vliv $F(1,27)=0,557$, $p=0,462$; $F(1,25)=2,471$, $p=0,129$; $F(1,22)=2,861$, $p=0,105$. Vliv interakce (hnojení a hostitel) vychází neprůkazně $F(1,27)=0,369$, $p=0,549$; $F(1,25)=0,184$, $p=0,672$; $F(1,22)<0,000$, $p=0,998$ (vše řazeno dle data). B... bez hostitele, O... s hostitelem.



Obrázek 22 Vliv hnojení a hostitelské rostliny na počet bočních větví *P. palustris*. Hnojení nemá vliv na počet bočních větví rostliny $F(1,20)=0,846$, $p=0,369$; $F(1,18)=0,12$, $p=0,733$ (řazeno dle data), přítomnost ostřice nemá vliv na počet bočních větví rostliny $F(1,20)=2,371$, $p=0,139$. B... bez hostitele, O... s hostitelem, H... hnojeno, N... nehnojeno.

objevovat nové semenáče druhé generace jednoletek a poměr se opět zvyšoval 7,5 krát ve prospěch jednoletek. Na lokalitě Řitovíz byl průběh populační dynamiky podobný. Na jaře 2004 bylo 26 semenáčů dvouletek (kvetoucí nebyly započítány) a na podzim k nim přibyly semenáče jednoletky. Poměr životních strategií byl 5 krát vyšší pro jednoletky až do jara, kde se téměř vyrovnal (1,1 krát více jednoletek), protože přibyly semenáče druhé generace dvouletek. V době kvetení byl poměr životních strategií 4 krát větší pro jednoletky, tento poměr zůstal přibližně stejný i při porovnání semenáčů druhých generací.

Dle Kelly 1989 jsem porovnála výhodnost jednoleté a dvouleté životní strategie pomocí odhadu průměrného počtu semen jednoleté a dvouleté kohorty (počet semen na rostlinu a úspěšnost přežívání jednoletek a dvouletek z prvního roku do druhého). Touto metodou vychází že dvouletky na lokalitě Horusice produkují průměrně 465 semen na rostlinu a jednoletky téměř o polovinu méně semen na rostlinu 264. Podobný výsledek vychází i na lokalitě Řitovíz, kde dvouletky produkují průměrně 582 semen na rostlinu a jednoletky 338 semen na rostlinu.

Podle vyšší populační velikosti jednoleté kohorty se může zdát, že tato životní strategie je na lokalitách v krátkém časovém měřítku úspěšnější než dvouletá. Ze sledování početnosti obou kohort se může usuzovat, že jedinci jednoleté životní strategie, ačkoliv jsou na lokalitě početnější, mají tendenci snižovat svůj počet, zatímco jedinci dvouleté životní strategie ho nepatrně zvyšují. Tento možný trend může být vysvětlen vyšší pravděpodobností přežití semenáče a vytvoření reprodukčně dospělé rostliny u dvouletek (o 14 % Horusice a o 7 % Řitovíz) a vyšším průměrným počtem semen na rostlinu u dvouletek (o 19 % Horusice a o 33 % Řitovíz). Trend relativního nárůstu dvouleté strategie je ovšem velmi nevýrazný a je odvozen pouze ze dvou let – může se tedy jednat o náhodný výkyv. Další možná varianta vývoje populační velikosti jedinců obou kohort *Pedicularis palustris* na studovaných lokalitách může být ve prospěch jednoleté kohorty. Kellyho vzorec (Kelly 1989) nebere v úvahu mortalitu semen od vypadnutí z tobolky do vyklíčení – ta může být u dvouletek výrazně vyšší, a jednoletá strategie je pak výhodnější.

Začátek životního cyklu jedinců jednoleté a dvouleté životní strategie *Pedicularis palustris* je odlišný. Semena jednoleté kohorty klíčí okamžitě po uzrání (červen - červenec), zatímco semena dvouletky přežívají první zimu ve formě semen a klíčí až na jaře (duben). Při pokusu s klíčením semen *Pedicularis palustris* dokázala vyklíčit semena jak jednoletek, tak dvouletek v obou typech zásahu - klíčení okamžitě po uzrání (simulace podzimního klíčení) a klíčení po 5 týdnech v chladu (simulace jarního klíčení). Obě životní strategie se však výrazně lišily v úspěšnosti klíčení v daných podmínkách. Semena jedinců s jednoletou životní strategií

pro klíčení jednoznačně preferovala okamžité klíčení po uzrání, zatímco semena dvouletek vykazovala opačný trend – preference zásahu s periodou chladu. Tento rozdíl ukazuje, že sice jak jednoletky, tak dvouletky jsou schopny klíčit okamžitě po vypadnutí z tobolky (takže tyto dvě kohorty nejsou geneticky odděleny), ale rozdílnost jednoleté a dvouleté strategie může být částečně geneticky determinována. Díky tomu může docházet za různých podmínek prostředí k selekci jedním či druhým směrem. Oddálení klíčení semen u dvouleté životní strategie je umožněno primární dormancí semen, která je překonána chladnou periodou roku, podmínky sucha indukují u semen sekundární dormanci. Jensen (2004) na základě dat z Německa udává, že semena *Pedicularis palustris* mají významně vyšší procento klíčení na jaře než na podzim (roční dormantní cyklus) bez významného ovlivnění světelnou periodou, tedy zcela opačně než na mých lokalitách. Dalším faktorem, který ovlivňuje klíčení semen studovaného druhu je teplota. Klíčení je úspěšnější při teplotě 15/25 °C než při nižších teplotách 5/15 °C (Jensen 2004). Pro úspěšné vyklíčení semene a uchycení semenáče druhu *Pedicularis palustris* je důležitá dostupnost vhodného místa – dostatečně vlhkého, ale ne trvale zaplaveného. Protože dospělé rostliny preferují lokality s vysokou stabilní hladinou spodní vody (až 6 měsíců trvalého zaplavení) a semena jsou roznášena vodou (50% semen plave až 71 dní), může u nich být tlak na vyvinutí dormance jako mechanismu ochrany před předčasným vyklíčením ve vodním sloupci (dokud nedosáhnou vhodného místa). Doba zaplavení na mých lokalitách je podstatně kratší než 6 měsíců, a proto zde pravděpodobně není takový tlak na zvyšování dormance semen. Vysoká schopnost semen *Pedicularis palustris* plavat ve vodě současně se semennou bankou s kratší životností může naznačovat trade-off mezi schopností disperze a životností semen (van den Broek et al. 2005). Dormance semen jedinců s dvouletou životní strategií tedy může být výsledkem právě tohoto trade-off, protože tráví více času ve stádiu semene než jednoletky, které vyklíčí okamžitě po dozrání.

Populace *Pedicularis palustris* na lokalitě Horusice byla při povodních v srpnu 2002 vážně zasažena a žádný jedinec nepřežil zaplavení. V roce 2003 jsem na lokalitě nenašla žádného jedince *Pedicularis palustris*. To bylo způsobeno absencí jedinců jednoleté kohorty, které nestihly na podzim 2002 vytvořit semenáče a zároveň malou přítomností dvouleté kohorty na lokalitě. Z práce Jensen (2004) vyplývá, že semenná banka druhu *Pedicularis palustris* je pětiletá, kdy v pátém roce je mortalita do té doby nevyklíčených semen 75 % a úspěšnost klíčení životaschopných semen je 58 %. Regenerační schopnost druhu a tím i existenci semenné banky potvrdil opětovný výskyt druhu na lokalitě po odmlce jednoho roku, kdy podle Jensen (2004) je mortalita semen ve 2. roce nižší, tj. 56% a úspěšnost klíčení životaschopných semen je 93 %.

Ve svých sledováních považuji semenáče, které vyklíčily po vypadání dozrálých semen (tedy od července) za individua jednoleté kohorty. Nelze vyloučit, že se jedná o semena z minulých let, která z nějakých důvodů na jaře nevyklíčila. Pokus s výsevem rostlin do oblasti lokality, kde se předtím žádná dospělá individua nevyskytovala a kde tedy nelze očekávat žádnou banku semen, ukázal, že semenáče vyklíčily jen v místech výsevu (okolo ne, takže tam opravdu žádná banka semen zřejmě nebyla) a vyklíčily okamžitě po výsevu, a později už ne. To podporuje můj předpoklad, že v červenci a později v roce klíčící semenáče pocházejí převážně ze semen právě vypadlých z tobolek. Naproti tomu na lokalitě Horusice klíčila většina semen v roce 2004 na podzim, přestože se v tom roce žádné kvetoucí rostliny na lokalitě nevyskytovaly, a semena musela tedy pocházet ze semenné banky, a být na lokalitě přítomna již na jaře. To může podporovat zjištění Jensen (2004), že klíčení semen *Pedicularis palustris* je úspěšnější ve vyšších teplotách.

Při experimentálním pěstování studovaného druhu na pokusné lokalitě „Hrdlořezy“ jsem chtěla zjistit stupeň závislosti poloparazita *Pedicularis palustris* na hostitelské rostlině při různých hladinách živin a možnost existence bez hostitelské rostliny. *Pedicularis palustris* podobně jako další druhy kořenových poloparazitů může získávat od hostitelské rostliny vodu, minerály a organické látky pomocí haustoriálního spojení. Tento pokus je opakováním bakalářského pokusu (Tetíková 2004), který jsem pro malou úspěšnost klíčení poloparazita detailně nehodnotila. Podobně jako v prvním pokusu 2001 - 2002 vyrostly v sezóně 2004 - 2005 semenáče *Pedicularis palustris* ve všech typech zásahů, tzn. pro začáteční fázi růstu semenáče není důležitá přítomnost hostitelské rostliny (*Carex gracilis*) a hladina živin. S tím jak semenáč roste (již druhé měření 25.9.2004) se zvyšuje důležitost hostitele pro přežívání semenáčů *Pedicularis palustris*. Vykvést se podařilo jen jedincům v zásahu s hostitelskou rostlinou. Výsledkem je, že pro přežívání jedinců *Pedicularis palustris* má zásadní vliv přítomnost hostitele, přičemž nejlepší úspěšnosti přežívání dosáhli jedinci pěstovaní v zásahu ostřice bez hnojení, hnojení tedy nemělo na úspěšnost přežívání poloparazita pozitivní vliv. Může to být zčásti zdůvodněno mohutnějším vzrůstem hostitelské rostliny, která mohla jako lepší kompetitor v úživnějším prostředí poloparazita v určitých ohledech více omezovat. Testování vlivu typu zásahu na morfologické vlastnosti jedinců *Pedicularis palustris* vychází neprůkazně, tzn. typ zásahu má vliv na přežívání, jedinci oslabení nepřítomností hostitele rychle umírají a proto, pokud založíme morfologická srovnání jen na přeživších jedincích, nenalzáme vliv přítomnosti hostitele.

Rozdělení populace *Pedicularis palustris* na dvě odlišné kohorty je možná reakce druhu na změny podmínek prostředí. Existence dvou kohort snižuje riziko v době klíčení, ve které je druh nejzranitelnější (Petrů 1999, Tetíková 2004). Rozložení doby klíčení na jaro a podzim se zdá být pro druh výhodnou záchranou strategií. Stav po povodních v roce 2002 je důkazem úspěšného navrácení druhu na lokalitu. Z toho můžeme vyvodit, že i když obě zkoumané populace jsou poměrně malé, regenerační schopnost druhu je v časovém měřítku několika let výborná.

5. LITERATURA

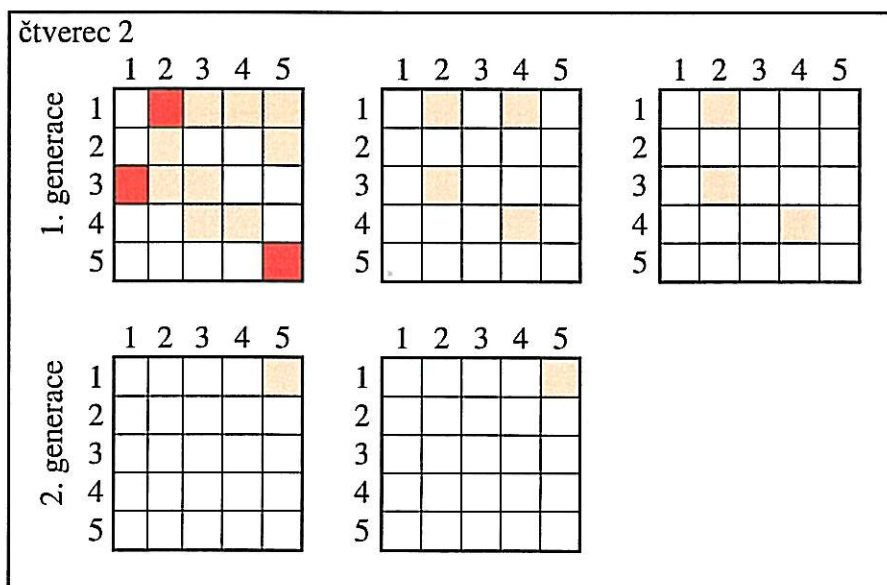
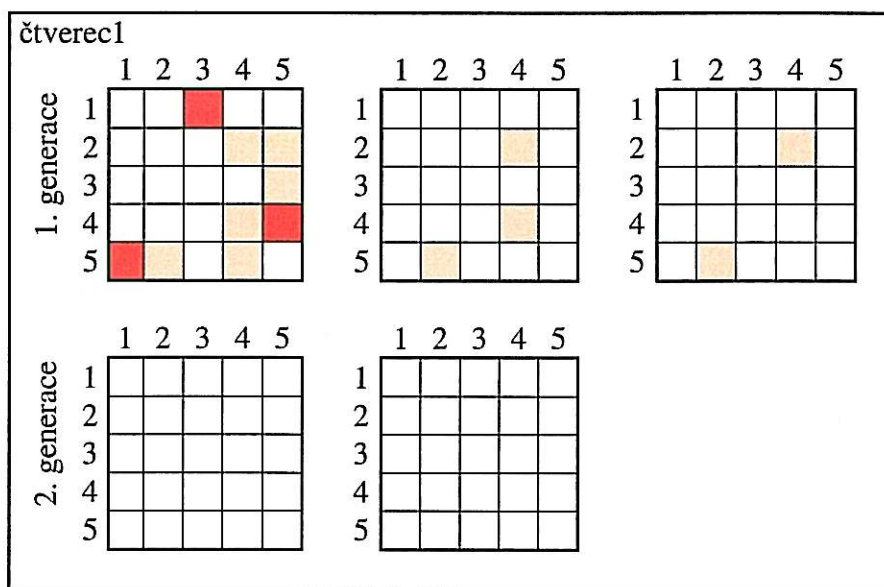
- Atsatt, P.R. & Strong, D.R.** 1970. The population biology of annual grassland hemiparasites. I. The host environment. *Evolution* 24: 278-291.
- Bekker, R.M. & Kwak, M.M.** 2005. Life history traits as predictors of plant rarity, with particular reference to hemiparasitic *Orobanchaceae*. *Folia Geobotanica* 40: 231-242.
- Dostál, J.** 1989. *Nová květena ČSSR 2*. Academia.
- Gibson, C.C. & Watkinson, A.R.** 1991. Host selectivity and the mediation of competition by the root hemiparasite *Rhinanthus minor*. *Oecologia* 86: 81-87.
- Gibson, C.C. & Watkinson, A.R.** 1992. The role of the hemiparasitic annuals *Rhinanthus minor* in determining grassland community structure. *Oecologia* 89: 62-68.
- Govier, R.N. & Harper, J.L.** 1965. Angiospermous hemiparasites. *Nature* 205: 722-723.
- Hegi, G.** 1975. *Pedicularis* L., *Illustrierte Flora von Mitteleuropa VI* (1): 261-315 Parey. Berlin.
- Hendrych, R. & Hendrychová** 1989. Die *Pedicularis*-Arten der Tschechoslowakei, früher und jetzt. *Acta Universitatis Carolinae (ser. Biologica)* 32:403-456.
- Holt, B.R.** 1972. Effect of arrival time on recruitment mortality and reproduction in successional plant populations. *Ecology* 53: 668-673.
- Holub, J. & Procházka, F.** 2000. Red list of vascular plants of the Czech Republic – 2000. *Preslia* 72: 187-230.
- Jensen, K.** 2004. Dormancy patterns, germination ecology, and seed-bank type of twenty temperate fen grassland species. *Wetlands* 24: 152-166.
- Jurado, E. & Flores, J.** 2005. Is seed dormancy under environmental control or bound to plant traits? *Journal of Vegetation Science* 16: 559-564.
- Karrenberg, S. & Jensen, K.** 2000. Effects of pollination and pollen source on the seed set of *Pedicularis palustris*. *Folia Geobotanica* 35: 191-202.
- Kelly, D.** 1985. On strict and facultative biennials. *Oecologia* 67: 292-294.
- Kelly, D.** 1989. Demography of short-lived plants in chalk grassland. I. Life cycle variation in annuals and strict biennials. *Journal of Ecology* 77: 747-769.

- Klemow, K.M. & Raynal, D.J.** 1981. Population ecology of *Melilotus alba* in a Limestone Quarry. *Journal of Ecology* 69: 33-44.
- Lacey, E.P.** 1986. The genetic and environmental control of reproductive timing in short-lived monocarpic species *Daucus carota* (*Umbelliferae*). *Journal of Ecology* 74: 73-86.
- Marvier, M.A. & Smith, D.L.** 1996. Conservation implications of host use for rare parasitic plants. *Conservation Biology* 11: 839-848.
- Moravec, J.** 1995. Rostlinná společenstva České republiky a jejich ohrožení. Severočes. Přír., Litoměřice, druhé vydání.
- Petrů, M.** 1999. Inter- and intraspecific interaction in populations of *Pedicularis palustris* and *Pedicularis sylvatica*, two rare species of wet grasslands. Bakalářská práce, Jihočeská univ. Biologická fakulta.
- Schmidt, K. & Jensen, K.** 2000. Genetic structure and AFLP variation of remnant populations in the rare plant *Pedicularis palustris* (*Scrophulariaceae*) and its relation to population size and reproductive components. *American Journal of Botany* 87: 678-689.
- Smith, D.** 2000. The population dynamics and community ecology of root hemiparasitic Plants. *The American Naturalist* 155: 13-23.
- Strykstra, R.J., Bekker, R.M. & Van Andel J.** 2002. Dispersal and life span spectra in plant communities: a key to safe site dynamics, species coexistence and conservation. *Ecography* 25: 145-160.
- Svensson, B.M. & Carlsson, B.Å.** 2005. How can we protect rare hemiparasitic plants? Early-flowering taxa of *Euphrasia* and *Rhinanthus* on the Baltic Island of Gotland. *Folia Geobotanica* 40: 261-272.
- Ter Borg, S.J., Janse, A. & Kwak, M.M.** 1980. Life cycle variation in *Pedicularis palustris* L. (*Scrophulariaceae*). *Acta Botanica Neerlandica* 29: 379-405.
- Tetíková, E.** 2004. Odchyly v životním cyklu *Pedicularis palustris* a úvod do prostorové dynamiky. Bakalářská práce, Jihočeská univ. Biologická fakulta.

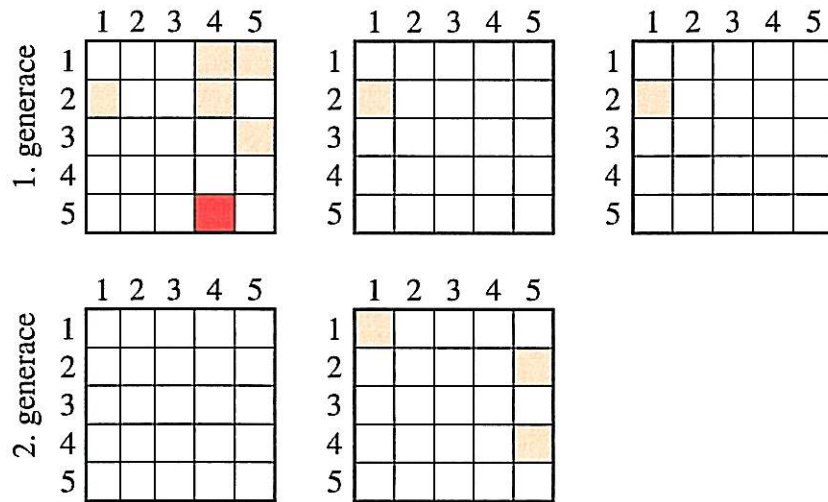
- van den Broek, T., van Diggelen, R. & Bobbink, R.** 2005. Variation in seed buoyancy of species in wetland ecosystems with different flooding dynamics. *Journal of Vegetation Science* 16: 579-586.
- Verkaar, H.J. & Schenkeveld, A.J.** 1984. On the ecology of short-lived forbs in chalk grasslands, life history characteristics. *New Phytologist* 98: 659-672.
- Watkinson, A.R. & Gibson, C.C.** 1987. Plant parasitism: the population dynamics of parasitic plants and their effects upon plant community structure, p. 393-411. In: Davy, A.J., Hutchings, A., Watkinson, A.R. [eds.]: *Plant population ecology*. Blackwell.
- Weber, H.Ch.** 1976. Host plants and parasitism in some Middle-European *Rhinanthoideae* (*Scrophulariaceae*). *Plant Systematics and Evolution* 125: 97-107.
- Wolfe, A.D., Randle, Ch.P., Liu, L. & Steiner, K.E.** 2005. Phylogeny and biogeography of *Orobanchaceae*. *Folia Geobotanica* 40: 115-134.

6. PŘÍLOHY

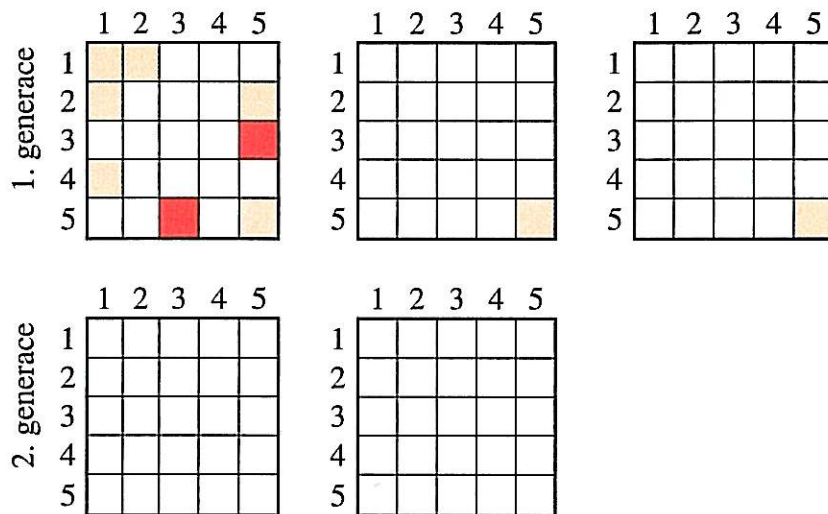
Příloha 1 Rozložení semenáčů a dospělých rostlin *Pedicularis palustris* v trvalých čtvercích 0,5m * 0,5m na lokalitě Horusice; ■ čtvereček s 1 jedincem *Pedicularis palustris*, ■ čtvereček se 2 jedinci *Pedicularis palustris*.



čtverec 3



čtverec 4



čtverec 5

